

鸦科鸟类认知研究回顾

王琳 罗云超 李忠秋*

南京大学生命科学院动物行为与保护实验室 南京 210023

摘要: 动物认知能力高低及认知在动物中的进化是动物研究领域面对的难题之一。鸦科鸟类在工具使用、情景记忆、抑制控制等方面有着与类人猿媲美的优异表现。本文对过去三四十年间主要的鸦科鸟类认知研究进行了分类与汇总,并将上述认知研究划分为一般认知、物理认知、社会认知等三类。一般认知能力或者称为认知基础,是指具有普遍性的能力因素,是在解决不同问题时都能表现出来的相同的心理特质;物理认知指个体对自然规律的认知,主要包括客体永久性、数能力、工具的使用等;社会认知主要指个体对其他个体的心理状态、行为动机和意向作出推测与判断的过程。本文介绍了上述三类认知能力的主要研究范式,旨在为国内动物认知研究提供理论依据。目前的研究更多地集中于鸦属的鸟类,对于鸦科中其他鸟类或是雀形目中其他鸟类的认知研究尚不充足。此外,鸦科鸟类的社会性、分布范围、觅食策略等生态因素具有显著差异,在后续的研究中,我们应该关注生态因素对鸦科鸟类认知能力的影响,或是结合鸦科鸟类的生境及习性设计出更加合理的研究范式。

关键词: 鸦科动物; 动物认知; 推理能力; 社会认知; 比较心理学

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 06-806-26

A Review of Cognitive Studies on Corvids

WANG Lin LUO Yun-Chao LI Zhong-Qiu^{①*}

Lab of Animal Behavior & Conservation, School of life sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Abstract: The level of cognitive ability and the evolution of cognition in animals are difficult problems in the field of animal research. Corvids are as good as apes in tool use, episodic memory, inhibition and inhibitory control, etc. This paper summarized the major cognitive studies on corvids in the past 3 to 4 decades, and classified these cognitive studies into 3 categories: fundamental cognition, physical cognition and social cognition. Fundamental cognition or the general cognitive ability refers to the ability to have general meanings, and is the same psychological characteristics that can be displayed in solving different cognitive problems; Physical cognition refers to an individual's cognition of the laws of nature, mainly including object permanence, numerical ability and the use of tools. Social cognition mainly refers to the process in which individuals speculate and judge other individuals' psychological states, behavioral motivations and intentions. We introduces the main research paradigms of the above three kinds of cognitive abilities in order to provide

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31772470);

* 通讯作者, E-mail: lizq@nju.edu.cn;

第一作者介绍 王琳, 女, 博士研究生; 研究方向: 动物行为学; E-mail: wanglin_nwsuaf@outlook.com.

收稿日期: 2020-05-18, 修回日期: 2020-09-01 DOI: 10.13859/j.cjz.202006015

theoretical basis for animal cognitive research in China. At present, most studies are focused on birds of the genus *Corvus*, but not enough on other birds of Corvidae or other passerine birds. In addition, there are significant differences in natural histories or ecological factors such as the sociality, distribution range, and foraging strategies of Corvidae birds. For the follow-up researches, we suggest to pay attention to the impact of ecological factors on the cognitive ability, or design a more reasonable research paradigm based on the habitat and habit of corvids.

Key words: Corvidae; Animal cognition; Reasoning ability; Social cognition; Comparative psychology

动物认知能力的高低及动物认知的进化是研究人员感兴趣的话题。早期对于动物认知能力的研究主要集中在大鼠 (*Rattus norvegicus*)、家鸽 (*Columba livia*) 等实验室模式动物或是黑猩猩 (*Pan troglodytes*)、恒河猴 (*Macaca mulatta*) 等灵长类动物中 (Lambert et al. 2018)。这是因为早期的假设认为, 认知水平的高低与进化水平的高低是耦合的 (van Horik et al. 2011)。然而, 认知进化并不遵循与系统发育一致的简单线性尺度。不论系统发育关系如何, 物种在其所处的环境中所面临的社会生态挑战可能有共同之处 (Seed et al. 2009, Shettleworth 2010)。随着比较心理学的发展, 越来越多的物种被用于动物认知的研究。

雀形目被认为是鸟类中物种数量最多, 最进化的一个目 (Jarvis et al. 2014), 其中鸦科鸟类以其“非凡的记忆力, 巨大的好奇心、高度的社会性及多样化的生态可塑性”而闻名 (Hofmann et al. 2016), 因此它们成为了探索动物智力的关键目标之一。对鸦科鸟类认知能力的研究主要是在过去的三四十年里进行的, 在多项认知测试中, 鸦科鸟类的表现与类人猿相当, 甚至超过类人猿, 这为它们赢得了“长羽毛的类人猿” (feathered apes) 称号 (Emery et al. 2004a)。同时有研究发现了鸟类和哺乳类大脑结构上的同源性 (Butler et al. 2005), 此外, 鸦科鸟类所属的雀形目动物的大脑皮层神经元的平均堆积密度是灵长类动物的两倍, 是其他哺乳动物的四倍 (Olkowicz et al. 2016)。例如, 秃鼻乌鸦 (*Corvus frugilegus*) 和普通狢猴 (*Callithrix jacchus*) 的大脑重量都是 8 g 左

右 (Herculano-Houzel et al. 2007, Olkowicz et al. 2016), 但秃鼻乌鸦的神经元数量是普通狢猴的两倍多。这意味着尽管鸦科鸟类的绝对脑容量较小, 但是它们的相对脑容量很大 (Olkowicz et al. 2016)。这些发现为解释鸦科鸟类高超的认知能力提供了理论支撑, 也为动物认知研究人员注入了更浓烈的研究兴趣。

鸦科鸟类包括 24 个属 131 种, 它们的社会性、分布范围和觅食策略存在显著差异。目前, 国外研究人员使用不同的研究范式探究了多种鸦科鸟类的认知能力, 但是类似的研究在国内刚刚起步。因此, 本文对过去三四十年间主要的鸦科鸟类认知研究进行了分类与汇总, 介绍了不同认知能力研究的经典研究范式, 对鸦科鸟类认知研究的发展进行展望并提出建议, 旨在为国内动物认知研究提供理论依据。

本文对过去主要的鸦科鸟类认知研究进行分类汇总, 将这些研究中出现的认知能力主要分为三类: 一般认知能力、物理认知和社会认知 (图 1)。其中, 一般认知能力是指具有普遍性的能力因素, 是在解决不同问题时都能表现出来的相同的心理特质, 主要包括执行能力、工作记忆能力等。物理认知指个体对自然规律的认知, 主要包括客体永久性、数能力、工具的使用等。社会认知主要指个体对其他个体的心理状态、行为动机和意向作出推测与判断的过程, 社会认知的研究内容包括合作行为、亲社会行为、镜面自我认知、向其他个体学习的能力等。本文按照上述分类方式对鸦科鸟类认知研究中出现的主要研究范式进行介绍。下文中所提到的物种和相关研究汇总于附录 1。

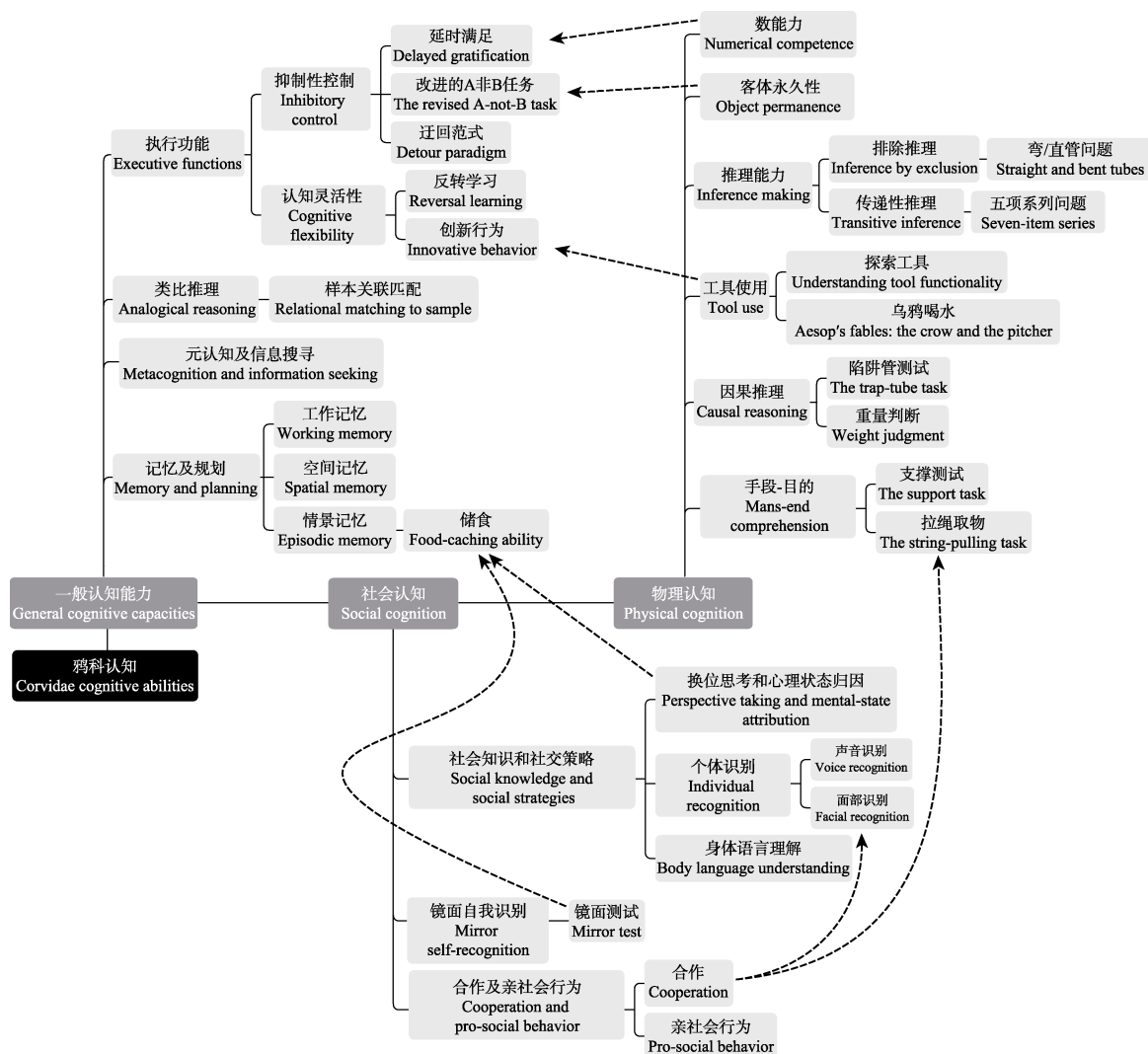


图 1 认知能力分类

Fig. 1 Classification of cognitive abilities

图中虚线连接的两个研究范式中使用了类似的研究方法。

A similar approach is used in the two research paradigms of the dashed line connection.

1 一般认知能力 (general cognitive capacities)

1.1 执行功能 (executive functions)

执行功能是一个心理学概念，指在完成复杂的认知任务时，对各种认知过程进行协调，以保证认知系统以灵活、优化的方式实行特定目标的一般性控制机制。它的结构包括工作记忆 (working memory)、抑制性控制 (inhibitory

control) 和认知灵活性 (cognitive flexibility) 等 (Lambert et al. 2018)。迄今为止，在执行功能方面的主要研究集中在抑制性控制和认知灵活性两个方面。

1.1.1 抑制性控制 抑制性控制能力差的动物可能会在某些情形下受到限制，遇到刺激时表现出本能反应，而抑制性控制能力较强的动物则会以灵活的方法解决问题。许多研究中，抑制性控制能力差被认为是受试者在测试中失

败的原因 (Liedtke et al. 2011)。目前, 抑制性控制能力已经在许多鸦科鸟类中进行了测试, 其中 3 种标准化研究范式汇总如下。

迂回范式 (detour paradigm)

MacLean 等 (2014) 对 36 个物种的控制能力进行比较分析后, 迂回范式成为了比较认知领域的研究范式之一。在被称为圆筒任务的迂回范式中, 首先使受试者学会从一个不透明的圆筒侧面进入圆筒内部获得食物, 然后用透明圆筒替换不透明的圆筒, 此时受试者可以直接看到圆筒内部的食物 (图 2)。在测试中, 若受试者能够抑制自己的本能反应, 绕着圆筒从侧面进入其中取回奖励, 则认定为通过测试; 若试图直接得到奖励, 从而撞到圆筒的一侧, 被视为失败。除圆筒任务以外, 研究人员还设计了不同的测试任务, Kabadayi 等 (2018) 对迂回范式中常用的测试任务进行了汇总。在 MacLean 等 (2014) 的研究中, 松鸦 (*Garrulus glandarius*) 和西丛鸦 (*Aphelocoma californica*) 表现不佳, 低于 36 个被测物种 (包括灵长类、啮齿类、鸟类等) 的平均水平。随后参与测试的北美星鸦 (*Nucifraga columbiana*) (Vernouillet et al. 2016)、黑嘴喜鹊 (*Pica hudsonia*) 和另一组西丛鸦展示了更少的迂回反应, 这意味着这几种鸟类在迂回范式中表现更差 (Stow et al. 2018)。鸦属动物的表现与上述鸦科其他鸟类形成鲜明对比, 它们的表现可以与类人猿媲美 (Kabadayi et al. 2016)。例如渡鸦 (*Corvus*

corax) 在孵化后 10 周左右就在圆筒任务中具有良好的表现 (Kabadayi et al. 2017a)。

改进的 A 非 B 任务 (the revised A-not-B task)

A 非 B 任务是指, 受试者在前两次实验中从杯子 A 中获得食物, 第三次实验中食物被隐藏在杯子 B 中。在第三次实验中, 受试者必须抑制其最初选择杯子 A 的反应, 而选择正确的杯子 B, 若受试者仍选择了杯子 A, 即出现了 A 非 B 错误。MacLean 等 (2014) 提出了改进的 A 非 B 任务, 即实验人员首先将食物藏在杯子 A 中, 随即给受试者展示将食物从杯子 A 转移到杯子 B 的过程, 然后再让受试者进行选择。MacLean 等 (2014) 的研究将改进的 A 非 B 任务作为衡量抑制性控制的方式, 在该研究中松鸦和西丛鸦的表现不尽如人意。Jelbert 等 (2016) 使用 A 非 B 任务测试了新喀鸦 (*C. moneduloides*), 发现在第一次测试中所有受试者都没有通过测试。随后实验人员训练这些新喀鸦, 使它们学会跟随实验人员的手。顺利通过训练的受试者在第二次的测试中完成了 A 非 B 任务。Jelbert 认为, 没有手的非灵长类物种在这项任务中可能面临明显的劣势, 并建议在解释鸟类完成这项任务的表现时要谨慎。考虑到受试者在 A 非 B 任务和迂回任务的表现会受到外部因素 (如是否有接触透明屏障的经验、探索水平的高低和跟踪手的能力高低) 的影响, 这两种研究范式存在一定的争议 (Jelbert et al. 2016, Kabadayi et al. 2017b, 2018)。

延时满足 (delayed gratification)

延时满足是指甘愿为更有价值的长远结果而放弃及时满足, 该过程展示了个体的自我控制能力 (可参考 Miller et al. 2019 的综述)。在训练中, 受试者首先学习使用代币换取食物。在随后的测试中, 实验人员给受试者提供质量低或数量少的食物, 如果受试者可以在一定时间间隔内控制自己的进食欲望, 用代币与实验人员进行交换, 则会得到高质量或者数量更多的食物 (Dufour et al. 2007, 2012)。Dufour 等 (2012) 的研究发现, 小嘴乌鸦 (*C. corone*) 和渡鸦可以忍受的延迟超过 5 min, 部分小嘴

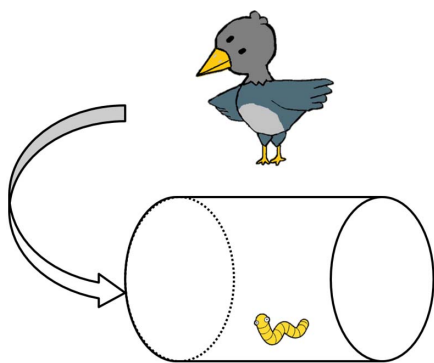


图 2 圆筒任务示意图

Fig. 2 Schematic diagram of cylinder task

乌鸦甚至超过 10 min。受试者的表现与预期奖励的质量和获得奖励所需的时间有关,有些受试者会采用将奖励放在地上或者藏起来的策略分散自己在等待过程中的注意力。Hillemann 等 (2014) 基于上述研究测试了小嘴乌鸦和渡鸦在质量任务 (实验人员用高质量的食物与受试者交换) 和数量任务 (实验人员用数量更多的食物与受试者交换) 中的表现,发现当食物质量更高时,受试者更愿意延迟满足。与此同时,一项研究表明,渡鸦和小嘴乌鸦与熟悉的实验人员进行互动时,在延迟满足任务中表现得更好,这说明人与动物的熟悉程度可能会影响动物在交互认知任务中的表现 (Cibulski et al. 2014)。小嘴乌鸦和渡鸦的表现甚至超过了卷尾猴 (*Cebus capucinus*) (Ramseyer et al. 2006), 与黑猩猩的表现类似 (Dufour et al. 2007)。对于鸟类来说,延迟满足任务存在更大的挑战,因为一些受试者会持续把最初获得的食物放在嘴里 (靠近味蕾的地方) 等待与实验人员进行交换。最近的一项研究中,研究人员采用了一个自动化的“旋转托盘”来测试新喀鸦的延迟满足。在这项研究中,受试者不需要将最初获得的食物持续放在嘴里,而是只能选择托盘上的一种奖励,研究发现新喀鸦在质量任务和数量任务中都可以延迟满足,但在质量任务中表现更好 (Miller et al. 2020)。

1.1.2 认知灵活性 认知灵活性是执行功能的要素之一,它对个体能力发展和环境适应起着重要的作用。认知灵活性是指个体可以适当地调整自身的行为以符合新环境或新情景的要求。

反转学习 (reversal learning)

反转学习任务是测试认知灵活性的常用方法。受试者首先学会在积极刺激和消极刺激之间做出选择 (A+, B-)。受试者选择积极刺激 A 时给予食物奖赏。待正确选择达到一定标准,将积极刺激和消极刺激反转 (A-, B+),再训练动物选择 B,统计受试者再次达到正确选择的次数。受试者通常在每一次连续的反转学习中更快地达到标准,这表明规则学习代替了单纯的內隐联想学习 (指不需要意识参与,仅由

个体过去的经验对当前任务自动产生影响的现象) (Lambert et al. 2018)。

鸦科鸟类中最早参与反转学习测试的是红嘴蓝鹊 (*Urocissa erythroryncha*),作者比较了 4 种不同科属鸟的反转学习表现,其中,鸦科的红嘴蓝鹊错误率最低 (Gossette et al. 1966)。蓝头鸦 (*Gymnorhinus cyanocephalus*)、北美星鸦、西丛鸦表现出对颜色和空间辨别任务的反转学习能力,通常在连续的反转学习中出现更好的表现 (Bond et al. 2007)。丛鸦 (*A. coerulescens*) 在初次学习的过程中反应很快,但对每一个反转学习任务的反应速度都较慢,这表明该物种在內隐联想学习和反转学习之间存在权衡 (Bebus et al. 2016)。在对渡鸦的测试中,首次学习任务与随后的反转学习任务中的实验次数比例约为 1:2 (该比例指达成两个学习任务需要的训练次数,可以反应受试者反转学习的效率) (Range et al. 2006)。新喀鸦在 10 ~ 20 次实验中通过了最初的颜色学习任务,随后平均在 57 次实验中逆转了这些偏好 (Jelbert et al. 2016)。

创新行为 (innovative behavior)

在野外观测中,鸦科鸟类展现出了很强的创新行为,这可能与它们大脑中相关区域的相对大小以及使用工具的能力有关 (Lefebvre et al. 2002, Sol et al. 2002, Lefebvre 2013)。鸦科鸟类的探索性可能会促进它们的创新行为,增加其进行新活动的倾向,促使它们发现新的解决问题方案,同时还为它们提供环境信息,使其了解物体的功能以便将物体作为工具 (Lambert et al. 2018)。研究表明,如果给新喀鸦提供一定时间熟悉道具,它们便可以利用道具的特点解决一项对应使用工具的任务 (Lambert et al. 2017a)。相反,如果不给新喀鸦提供探索道具特点的时间,它们并不能有效使用道具解决问题。这足以说明对于道具的探索可以让新喀鸦了解道具的特点并学会用该道具解决问题。还有一个著名的例子是新喀鸦贝蒂 (Betty) 自发地将一根铁丝弯成一个钩子,并使用钩子从管子里取出一个装有奖励的小桶

(Weir et al. 2002)。新喀鸦制作钩子的能力在野外的研究中也证实 (Rutz et al. 2016a, Sugawara et al. 2017)。最近的一项研究发现, 新喀鸦可以将几个较短的工具组合起来构建长柄工具 (Bayern et al. 2018), 而这种创新型的工具制造方式以前只在类人猿中出现过。除新喀鸦外, 秃鼻乌鸦和松鸦也被发现可以使用创新工具获取食物 (Bird et al. 2009, Cheke et al. 2011)。

1.2 类比推理 (analogical reasoning)

类比推理是推理的一种形式, 是根据两个对象在某些属性上相同或相似, 通过比较而推断出它们在其他属性上也相同或相似的推理过程。类推需要理解刺激对之间的概念关系是相同的还是不同的, 例如鱼之于水就像鸟之于空气, 是从特殊到特殊的推理过程。

自发地依照示例中物品的关联进行匹配 (relational matching to sample, RMTS) 是研究动物类比推理能力的标准程序。首先, 向动物展示两个红色杯子作为示例, 然后动物在测试中面临的选项一边是两个黄色的杯子, 另一边是一个绿色及一个蓝色的杯子。正确的做法应该是选择与示例具有相同特点的选项, 即两个黄色的杯子。当然, 如果示例是两个不同颜色的杯子, 那么正确的做法就是选择两个颜色不同的杯子 (图 3) (Lambert et al. 2018)。研究表明, 类人猿、猴、鸽和雏鸭都通过了自发关联匹配 (RMTS) 或是与之类似的测试 (Vonk 2003, Cook et al. 2007, Fagot et al. 2010, Flemming et al. 2013, Christie et al. 2016, Martinho et al. 2016)。很少有研究对鸦科鸟类进行自发关联匹配 (RMTS) 测试。目前仅有两只羽冠乌鸦 (*Corvus corone cornix*) 通过了类似的任务测试 (Smirnova et al. 2015)。目前研究人员逐渐开始注意到 RMTS 的方法和结论不仅仅涉及类比推理, 这其中也许还涉及其他可能的解释, 例如: 受试者其实并不理解物品之间的共同属性, 只是根据颜色或大小选择与样本最匹配的物品 (Penn et al. 2008, Vonk 2015)。因此, 鸦科鸟类是否真正理解类似的、

相同的以及不同的这些关系, 仍然是一个悬而未决的问题。

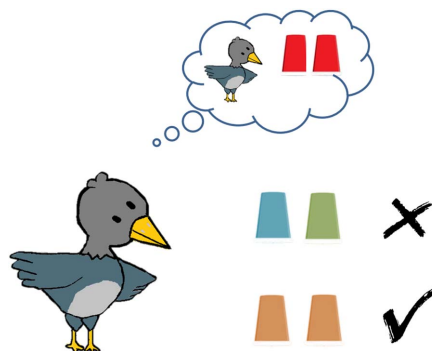


图 3 类比推理范式示意图

Fig. 3 Schematic diagram of analogical reasoning

1.3 记忆及规划 (memory and planning)

工作记忆、空间记忆和情景记忆等不同形式的记忆都在不同的鸦科鸟类中进行了研究。由于大部分鸦科鸟类具有储藏食物的特性, 在鸦科鸟类空间记忆方面的研究相当丰富 (尚玉昌 2012)。储食能力与空间记忆之间的关系在北美星鸦、蓝头鸦、墨西哥丛鸦 (*A. wollweberi*) 和西丛鸦等鸦科鸟类中得到了广泛的研究, 并揭示了工作记忆或空间记忆与储食能力的正相关关系 (Templeton et al. 1999, Lambert et al. 2018)。北美星鸦、蓝头鸦和西丛鸦在 7 d 的时间间隔后, 能够准确找到零散分布于 90 个位点中的贮藏点, 北美星鸦和蓝头鸦的正确率高于西丛鸦 (Balda et al. 1989)。

工作记忆是一种对信息进行暂时加工和贮存的容量有限的记忆系统。最近对小嘴乌鸦的研究表明, 它们的工作记忆能力与用类似范式测试的恒河猴相近 (Balakhonov et al. 2017)。此外, Goto 等 (2009) 使用延时匹配任务对大嘴乌鸦 (*C. macrorhynchos*) 的视觉工作记忆能力进行了测试, 发现随着延时间隔的增加, 受试者的测试准确率下降。另一种在鸦科鸟类中被大量研究的记忆形式是情景记忆。情景记忆是指以时间和空间为坐标对个体亲身经历的、

发生在一定时间和地点事件的记忆。研究表明,喜鹊 (*P. pica*) 等有储存食物习性的鸟类可以利用对食物的偏好、食物腐烂程度等信息找到自己在某地储存的食物 (Zinkivskay et al. 2009)。目前,对于情景记忆的研究已经涉及类人猿、大鼠和乌贼 (*Sepia officinalis*) 等物种 (Lambert et al. 2018)。

除记忆能力外, 鸦科鸟类还拥有为未来规划的能力。西丛鸦能够根据自己未来的需求储存食物 (Raby et al. 2007), 它们甚至可以将自己当前的动机和需求与未来的需求独立开, 仅为自己未来的需求而选择适当储存食物的方法 (Correia et al. 2007)。

1.4 元认知及信息搜寻 (metacognition and information seeking)

元认知是由美国心理学家弗拉维尔 (Flavell J H) 提出的概念, 指对于认知的认知 (Smith 2010)。对于自己的感知、记忆、思维等认知活动本身再感知、再记忆、再思维就称为元认知。动物是否可以像人类一样监控自己的记忆、调控自己的精神状态或在陌生情境中寻找信息, 是研究人员关注的问题。目前关于动物元认知的研究主要通过元记忆测试, 辨别任务和搜寻任务来进行, 有人提出动物元认知可能主要存在于海豚、类人猿等脑部体积较大的动物中 (Smith 2010)。在大嘴乌鸦的研究中, 研究人员测试了受试者是否能够通过监测自己的记忆强度来灵活地调整它们的行为。结果表明, 当受试者记忆出现错误时, 它们会更加频繁地逃避测试 (Goto et al. 2012)。在另一项对西丛鸦的研究中, 5 只受试者观察两名实验员藏食物的过程。第一个实验员面前一字排开 4 个杯子, 其可以把食物放到任何一个杯子里; 第二个实验员面前的 4 个杯子中 3 个盖着盖子, 所以只能把食物放在没有盖子的那一个杯子里。两名实验员会同时放食物, 因此围观的受试者必须选择要盯住哪一个实验员。研究人员认为, 如果西丛鸦有元认知能力, 它们就应该意识到, 第二个实验员放的食物肯定在唯一敞

口的杯子里。所以, 它们应该盯紧第一个实验员。结果表明, 西丛鸦观察第一个实验员的时间确实更多。这个实验简单有效地说明了西丛鸦对自身认知活动的调节能力, 为鸦科鸟类元认知能力的研究奠定了基础 (Watanabe et al. 2016)。

2 物理认知 (physical cognition)

研究人员认为, 一个物种爱探索的天性可能会转化为对自然规律高超的认知能力 (Auersperg et al. 2015)。而鸦科鸟类探索和操纵物体的天性使它们成为了研究对自然规律认知的首选对象。这里主要讨论客体永久性、数能力、推理能力以及对因果关系的理解等内容。

2.1 客体永久性 (object permanence)

客体永久性源于发展心理学, 指的是在观察者的视线之外客体依然存在。动物在日常活动中面临追捕猎物、躲避捕食者、寻找同伴等挑战, 而能够完成这些挑战的前提是它们能够理解在没有感知到物体存在时物体依然是客观存在的, 并且能够根据物体的运动轨迹进行追踪。Piaget (1952) 将客体永久性划分为 6 个阶段, 人类婴儿可能对物体的移动感兴趣, 但在前两个阶段不会寻找消失的物体; 在第三阶段, 婴儿可能会在视觉上寻找消失的物体, 能够找回被部分覆盖的物体; 在第四阶段结束时, 婴儿可以检索到被完全覆盖的物体, 尽管他们对物体的运动感到困惑; 第五阶段, 婴儿可以根据物体的连续可见移动, 确定物体的最终位置; Piaget (1952) 认为, 婴儿在第六阶段可以推断出看不见的位移。客体永久性是一种基本能力, 也是认知发展的一个重要里程碑。

作为动物认知领域的主要研究对象, 鸦科鸟类也是客体永久性研究的主要目标。同时, 客体永久性对于有贮藏食物习惯的鸦科鸟类来说至关重要。迄今为止, 客体永久性的发展阶段已经在喜鹊 (Pollok et al. 2000)、松鸦 (Zucca et al. 2007)、渡鸦 (Bugnyar et al. 2007)、小嘴乌鸦 (Hoffmann et al. 2011)、寒鸦 (C.

monedula) (Ujfalussy et al. 2013) 以及灰喜鹊 (*Cyanopica cyanus*) (王琳 2019) 中进行了研究, 并且它们全部达到了客体永久性的第六阶段。然而, 在客体永久性的发展过程中, 物种间存在着明显的差异。喜鹊、小嘴乌鸦和松鸦在通过第五阶段任务时未出现 A 非 B 错误 (Hoffmann et al. 2011), 研究人员认为这可能是因为这些物种的食物储存习惯使它们对外界干扰的抵抗能力较强。渡鸦作为高度储存食物的鸦科鸟类, 却出现了 A 非 B 错误 (Bugnyar et al. 2007)。因此, 储食习性和 A 非 B 错误之间的关系还有待进一步研究。

2.2 数能力 (numerical competence)

大量的实验证据表明, 哺乳动物、鸟类和鱼类等各种动物都有处理数字信息的能力 (Agrillo et al. 2014)。由于物种间的差异, 目前关于是否所有脊椎动物都是用相同的数字系统这一问题存在着广泛的争论。在大多数关于数能力的研究中, 主要使用了两种方法, 即自发选择测试和训练教学过程。前一种方法是给受试者呈现两组数量不同的具有生命的刺激物 (如食物或伙伴), 假如受试者能够分辨出两组选项数量不同, 它们会自发地选择较多或较少的一组。在后一种方法中, 受试者接受广泛的训练, 其中一些中性刺激 (如大量的圆点) 与奖励相关 (图 4), 学习数字规则的能力被视为数字能力的证据 (Agrillo et al. 2014)。在一项以大嘴乌鸦为对象的研究中, 受试者经过训练后通过了大部分的测试 (3 对 5, 4 对 5, 5 对 7, 5 对 8), 但在 5 对 6 测试中失败了 (Bogale et al. 2011)。这说明了大嘴乌鸦有一种选择较大数量的自然倾向, 而它们的选择会受到数字比例和刺激强度的影响。在另一项对小嘴乌鸦的研究中, 研究人员使用一项延迟样本匹配任务, 发现受试者可以区分 1~30 之间的 7 个数值 (1、2、4、7、12、20 和 30), 证明了小嘴乌鸦对数的区分符合韦伯-费希纳定律 (Ditz et al. 2016)。

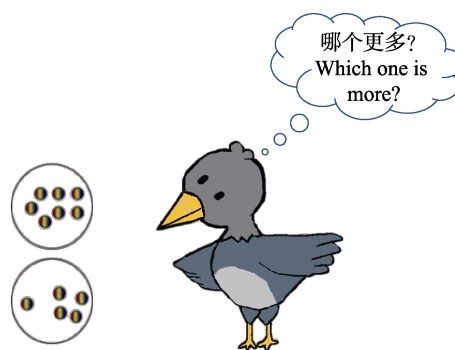


图 4 数能力测试示意图

Fig. 4 Schematic diagram of numerical competence tasks

2.3 推理能力 (inference making)

2.3.1 排除推理 (inference by exclusion)

推理能力是指个体在解决问题时, 若得到的信息不完整, 个体可以通过寻找额外信息或通过排除法从逻辑上推断出正确的解决方案来解决问题 (Premack et al. 1994, Call 2006)。动物是否可以利用排除法选择正确方案是研究人员更加感兴趣的问题, 因为这种能力更能证明动物能够使用推理能力而不是学习能力来解决问题 (Aust et al. 2008)。在这类研究中通常使用的方法是: 将食物藏在一个或两个容器中, 然后为受试者提供摇晃容器的听觉线索或容器内部的视觉线索 (Call 2004)。例如, 当受试者面前放置了一个直管和一个弯管, 受试者看到直管是空的就能够推断出食物一定在弯管中 (即使弯管的前部也是空的)。Schloegl 等 (2009) 的研究证明了, 渡鸦可以利用排除法解决弯/直管问题。后续研究表明, 排除推理和储存食物的能力有关, 例如储存食物的小嘴乌鸦 (Mikolasch et al. 2012) 比不储存食物的寒鸦在排除推理测试中表现更好, 但同样储存食物的北美星鸦和松鸦并没有表现出排除推理的能力 (Shaw et al. 2013, Tornick et al. 2013)。还有一些批评的声音认为, 目前的研究范式不能准确地测试排除推理能力, 因为无法完全否定如规则学习等可能的解释 (Mody et al. 2016, Cesana-Arlotti et al. 2018)。

2.3.2 传递性推理 (transitive inference) 动物的传递性推理能力有助于它们通过观察竞争对手之间的相互作用而推断出对手的社会等级 (Grosenick et al. 2007)。传递性推理是指由两个或两个以上的具有传递性关系的判断构成的推理, 是一种间接关系推理, 它要求从已知关系中演绎合成没有同时呈现的刺激对之间的关系 (Guez et al. 2013), 是演绎推理的一种特殊类型。从 A 与 B 与 B 与 C 的关系中推理出 A 与 C 的关系为三项系列问题。目前在动物研究中常用的研究范式为五项系列问题, 五项刺激物以四组重叠的训练方式呈现, 如不同字母对应不同颜色的纸杯, 优先级高的纸杯中有食物奖励, “A > B” 代表 A 的优先级高于 B (Manns et al. 2012): A > B、B > C、C > D、D > E。随后, 受试者需要推理出 A 与 C、A 与 D、A 与 E、B 与 D、B 与 E、C 与 E 的关系。许多鸚科鸟类都参与过多种五项系列问题相关研究, 如羽冠鸚、寒鸚和蓝头鸚 (Lazareva et al. 2004, Mikolasch et al. 2013, Wei et al. 2014)。在一项研究中, 蓝头鸚、西丛鸚、北美星鸚及伊比利亚喜鹊 (*Cyanopica cooki*) 参与过七项系列问题 (A > B > C > D > E > F > G) 测试, 这几种鸟在 B:F 测试中的表现比 B:D 测试更好 (Bond et al. 2010)。这项研究还表明了, 社会性与储食依赖程度都与传递性推理能力相关。社会性程度会影响传递推理能力这一观点在蓝头鸚上也得到了证实。生活在大群体中的蓝头鸚必须运用自己的传递推理能力推断自己和同伴在群体中的社会地位 (Pazy-Mino et al. 2004)。

2.4 手段-目的 (means-end comprehension)

对手段-目的理解包括为达到一个目标有计划地执行一系列步骤或清除一系列障碍 (Huber et al. 2006)。在相关研究中, 最常用的研究范式是拉绳取物。在拉绳取物测试中, 绳子是获取奖励目标的手段, 在各种实验条件下, 需要反复拉动绳子使奖励更靠近 (图 5a)。目前, 拉绳取物已经用于测试了近 200 种动物 (Jacobs et al. 2015a), 其中包括 17 种鸚科鸟

类。大部分鸚科鸟类都可以通过第一阶段的拉绳任务, 它们会自发地拉起一根有奖励的绳子, 并可以区分有奖励的和没有奖励的绳子 (Wang et al. 2019)。但是只有少部分鸟类, 如渡鸚 (Heinrich 1995) 可以通过交叉绳的测试。这意味着大部分鸟类在解决拉绳问题时依靠的是“就近原则”。还有一项与拉绳取物类似的研究范式, 研究人员称之为支撑关系测试 (support task)。在支撑关系测试中, 受试者可以选择拉不同的底层支撑物, 底层支撑物与奖励有不同的接触关系 (图 5b)。在一项类人猿与鸚科鸟类的比较测试中, 受试者至少能够解决一个简单的测试, 而类人猿能够完成更加复杂的测试, 且在测试中的准确程度及完成速度都优于鸚科鸟类 (Albiach-Serrano et al. 2012)。在一些鸚类如秃鼻鸚和松鸚中, 研究人员使用图片刺激的方式为受试者呈现了各种支撑关系。两个物种对不可能的支撑关系 (如食物奖励悬浮在支撑物上面) 的注视时间比可能的支撑关系 (如食物奖励放置在支撑物上) 的注视时间更长 (Bird et al. 2010, Davidson et al. 2017)。总的来说, 上述研究结果表明, 一些鸚科鸟类可以理解物理的接触关系和空间逻辑, 理解绳子的连续性, 也能够根据食物的位置调整自身的行为。

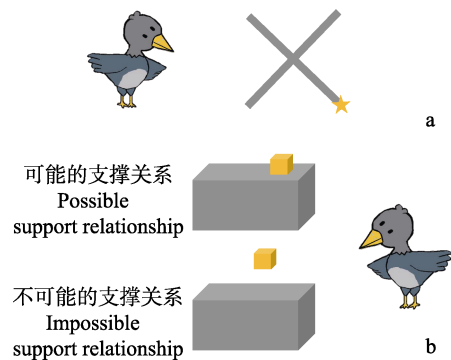


图 5 手段-目的范式示意图

Fig. 5 Schematic diagram of means-end comprehension

a. 拉绳取物中的交叉绳, 星形代表食物; b. 支撑测试。
a. Cross-strings task, and the star represents food; b. Support task.

2.5 工具使用 (tool use)

使用工具的行为通常被视为复杂认知能力的表征 (Seed et al. 2010)。无论是在野外还是在人工饲养环境中, 鸦科鸟类都展示出了高超的使用工具的能力。它们可以选择合适的工具解决问题, 甚至是创造合适的工具 (Lefebvre et al. 2002)。鸦科鸟类中, 著名的工具使用者是新喀鸦。在野外, 它不仅可以使用棍状工具从枯木中挖取食物, 还能够使用树叶或树枝制作成倒钩状的探测工具 (Hunt et al. 2003, Kenward et al. 2005)。新喀鸦是除人类外, 目前唯一已知能够制造钩形工具的物种 (Sugasawa et al. 2017, St Clair et al. 2018)。在实验研究中, 新喀鸦选择工具时表现出相当强的灵活性, 它们能选择适当长度或直径的工具获取食物 (Chappell et al. 2002, 2004)。它们还可以使用工具进行物体运输, 甚至按顺序完成需要连续使用不同工具的复杂任务 (Taylor et al. 2007)。最近的一项研究表明, 新喀鸦在使用工具解决问题的过程中可以避免非功能性装置的干扰, 受试者可以区分不同工具的作用 (Gruber et al. 2019)。除新喀鸦外, 夏威夷乌鸦 (*Corvus hawaiiensis*) 也被发现使用棍状工具作为探测工具的现象 (Rutz et al. 2016b)。夏威夷乌鸦幼鸟在没有观察成鸟使用工具的情况下就学会了使用工具, 甚至在某些情况下它们会修整自己的工具或用植物材料制造工具。至于新喀鸦和夏威夷乌鸦是否对工具功能有相同的理解还需进一步研究。

新喀鸦和夏威夷乌鸦是目前已知仅有的在野外熟练使用工具的鸦科鸟类。从目前的证据来看, 其他鸦科鸟类偶尔会在野外使用工具, 或者仅在笼养环境中表现出熟练使用工具的能力 (Lambert et al. 2018)。尽管在野外并没有发现秃鼻乌鸦使用工具的现象, 但是通过实验室内的学习它们可以使用石头解决多种“乌鸦喝水”问题, 并且学会了选择更大更有效的石块 (Bird et al. 2009)。有研究人员发现, 一只暗冠蓝鸦 (*Cyanocitta stelleri*) 和一只短嘴鸦

(*Corvus brachyrhynchos*) 在打斗时似乎选择了更尖利的棍子作为武器相互刺击 (Balda 2007)。这些证据证明了, 鸦科鸟类对于工具的功能具有一定程度的理解, 它们可以根据自身的需求选择合适的工具。

2.6 因果推理 (causal reasoning)

在认知研究中, 动物的因果认知通常使用自然规律来测试, 如重力、力的传递等 (Lambert et al. 2018)。在探究动物的因果推理能力中, 最常用的研究范式为陷阱管测试 (Seed et al. 2011)。受试者必须用嘴、手指或者工具将食物奖励从透明的管中推出或拉出, 要避免食物在移动过程中掉入管子底部的陷阱中 (图 6)。该范式起源于 1995 年, 在最初的版本中, 受试者对陷阱的持续回避被认为是基于感知特征而非因果推理 (Visalberghi et al. 1995)。在随后的研究中, 研究人员对该范式进行了改进。在改进版本中, 研究人员添加了非功能性陷阱 (假陷阱) 用以排除视觉及空间线索, 受试者必须注意每个陷阱的功能才能通过测试。一些参与研究的新喀鸦在经过 100 多次的实验后可以成功躲避功能性陷阱 (真陷阱), 并且在排除视觉及空间线索的后续实验中, 仍然可以继续躲避陷阱 (Taylor et al. 2009)。研究人员认为, 新喀鸦的表现足以证明它们的因果推理能力, 它们对陷阱的存在十分敏感。而秃鼻乌鸦和羽冠乌鸦的表现相对较差, 据报道目前有一只秃鼻乌鸦能够通过全部测试, 而仅有部分羽冠乌鸦可以通过初级陷阱测试 (Seed et al. 2006, Tebbich et al. 2007)。

其他的一些测试也同样关注受试者是否使用因果推理来解决难题或受试者是否认识到物体属性 (如大小、重量和硬度) 的相关性。秃鼻乌鸦、新喀鸦、松鸦和西丛鸦都会捡起石头扔进管子以获得食物奖励 (Bird et al. 2009, von Bayern et al. 2009a, Cheke et al. 2011, Jelbert et al. 2014, Miller et al. 2016)。不仅如此, 秃鼻乌鸦还可以根据任务选择适当功能和大小的工具 (Bird et al. 2009)。一只渡鸦没有经过训练

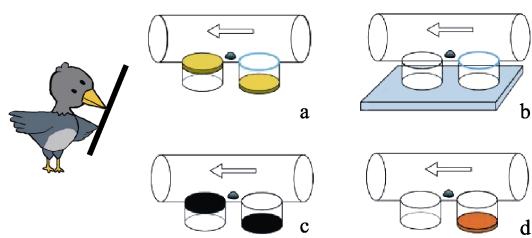


图 6 陷阱管任务示意图 (Taylor et al. 2009)

Fig. 6 Schematic diagram of trap-tube tasks
(Taylor et al. 2009)

图中所示装置是架空放置在架子上的。图中箭头所指方向为食物正确移动方向；a. 初级测试装置，功能性陷阱（即真陷阱）上边缘被蓝色标记，目的是增强视觉效果，黄色垫片的高低和蓝色标记都有可能成为受试者判断的线索；b. 移除两个黄色垫片，但保留了蓝色标记。陷阱的底部放在木制基座上，此装置移除了“黄色垫片的高低”这一视觉线索；c. 使用了黑色垫片，并移除了蓝色标记，测试受试者是否需要蓝色标记为线索来完成任务；d. 右侧为功能性陷阱（橘色垫片），左侧为非功能性陷阱（无彩色基座），食物可以由左侧洞口掉出。该装置移除了大部分视觉线索，测试受试者是否真正理解陷阱管测试中的因果关系。

The device shown in the picture is suspended on a shelf. The arrows show the direction in which the food must be extracted to avoid the trap; a. In the initial trap-tube, the upper rim of the functional trap was coloured blue in order to increase its visual salience. The height of the yellow discs and the blue mark both may become clues to the subject's judgment; b. The two yellow discs were removed, but the blue rim remained. The bottom of the traps rested on the wooden base. The removal of the discs prevented their use as cues to guide behaviour. c. The black discs were used and the blue mark was removed to test whether the subject needs blue color marks are clues to complete the task; d. The trap-tube had one functional trap (with an orange disc at its base) and one non-functional trap (a hole without a base). Food can fall out of the left opening. The device removes most of the visual cues and tests whether the subject really understands the causality in the trap-tube task.

就自发地向管子里扔了石头，其他 3 只则通过观察它或实验人员的演示学会了这项技能 (Kabadayi et al. 2017c)。Jacobs 等 (2015b) 认为，新喀鸦或其他鸟类在前期的学习和探索中了解实验装置的因果机制，在后续的测试中通过自身干预再次获得食物奖励，充分体现了新喀鸦等鸟类对因果关系的理解。一项由啄羊鹦鹉 (*Nestor notabilis*) 和新喀鸦共同参与的研

究也证实了这两个物种可以根据物体的属性解决问题，如选择较重的物体砸开盒子或选择性物体将食物推出 (Lambert et al. 2017a)。最近的一项研究中，新喀鸦能够根据不同重量的物体在风中表现出的不同状态推断出物体的轻重（正确率为 73%）(Jelbert et al. 2019)。

3 社会认知 (social cognition)

社会认知的研究包括合作行为、亲社会行为、镜面自我认知、向其他个体学习的能力等。新喀鸦是研究自然规律认知的重点物种，而渡鸦、小嘴乌鸦等其他鸦科鸟类的社会认知能力得到了深入研究 (Lambert et al. 2018)。

3.1 镜面自我识别 (mirror self-recognition, MSR)

自从 Gallup (1970) 首次以黑猩猩为测试对象进行了第一项镜面自我识别实验以来，非人动物的自我识别一直是令研究人员非常感兴趣的话题。镜面自我识别测试中最重要的部分就是标记测试，即在受试者感知不到的情况下在它们身体不能被直接看到的部分进行标记，随后观察受试者是否会在镜子面前出现指向标记的行为，并将有镜子时受试者的行为和没镜子时进行对比 (图 7)。在非鸟类动物中，已有充分的证据证明类人猿 (Heyes 1994, Bard et al. 2006)、宽吻海豚 (*Tursiops truncatus*) (Reiss et al. 2001) 和亚洲象 (*Elephas maximus*) (Plotnik et al. 2006) 这些高度社会性物种的自我认知能力，甚至在较低等的脊椎动物裂唇鱼 (*Labroides dimidiatus*) 中也有类似的发现 (de Waal 2019)。目前镜像自我识别已经在许多鸟类中进行了研究，尤其是鸦科鸟类。尽管新喀鸦可以利用镜像定位食物的位置，但在更早的研究中，它们和大嘴乌鸦一样都没有在镜前出现如理羽等指向自身的行为 (Kusayama et al. 2000, Medina et al. 2011)。大嘴乌鸦和新喀鸦的研究中，受试者都没有长时间暴露在镜子前，也没有接受过标记测试。经过一段时间的镜前

暴露后, 喜鹊成为了最早被发现通过标记测试的鸟类 (Prior et al. 2008)。随后, 在寒鸦的标记测试中, 受试者不仅在镜子前展示了指向标记的行为, 在没有镜子的对照实验中也出现了该行为。寒鸦的表现反应了标记方法的重要性 (Soler et al. 2014), 能否做到无触觉标记是镜面实验能否顺利进行的前提。近期研究中, 研究人员使用和喜鹊研究类似的实验程序, 证明了家鸦 (*C. splendens*) 的镜前自我识别能力 (Buniyaadi et al. 2019)。同属于鸦科鸟类的灰喜鹊, 并未在镜前产生指向标记的行为 (王琳 2019, Wang et al. 2020)。

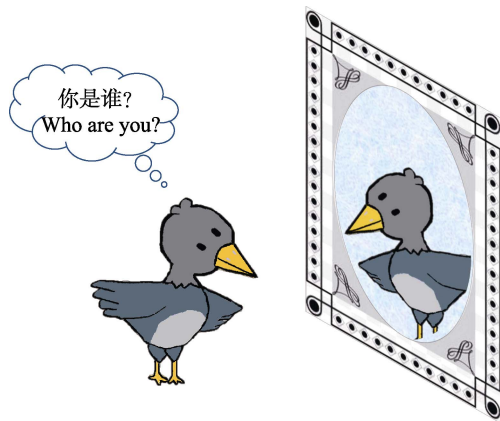


图 7 镜面测试示意图

Fig. 7 Schematic diagram of mirror test

随着研究的深入, 研究人员使用一项探索生态相关行为的任务 (是否在镜像前出现增加储食量和储食保护行为) 测试北美星鸦和丛鸦 (Clary et al. 2016, 2019)。北美星鸦在面对自己的模糊镜像而不是清晰镜像时, 出现了更多的指向标记的行为和更频繁的储食行为, 这表明它们将模糊的镜像理解为自己的镜像, 而不是同类的镜像。作者认为这些鸟可能根据偶然的动作更容易认出自己, 并不是通过更清晰的身体特征, 而清晰的身体特征则是它们识别同类的依据。而丛鸦在镜像存在时没有表现出增加储食和保护储食的行为, 在随后的标记测试中也没有指向标记行为。

3.2 社会知识和社交策略 (social knowledge and social strategies)

3.2.1 个体识别 (individual recognition) 识别同种个体是生活在复杂或动态社会群体中动物的关键能力, 因为在这些群体中拥有森严的等级制度或存在从属与竞争关系 (Yorzinski 2017)。许多动物都存在某种形式的视觉或听觉识别, 对于脊椎动物来说声音识别是区分同种动物的重要方法 (Tibbetts et al. 2007), 例如渡鸦可以区分同群成员及非群体成员 (Boeckle et al. 2012), 并可以区分群成员间的社会等级地位 (Massen et al. 2014)。研究表明, 寒鸦 (Zandberg et al. 2014, Woods et al. 2018)、渡鸦 (Boeckle et al. 2012)、秃鼻乌鸦 (Roskaft et al. 1984)、蓝头鸦 (Marzluff 1988)、墨西哥丛鸦 (Hopp et al. 2001) 等多种鸦科鸟类可以区分同种个体的叫声, 而大嘴乌鸦能通过听觉和视觉两种方式识别群体成员 (Kondo et al. 2012)。

除声音识别外, 一些鸦科鸟类还可以区别人类个体, Brecht 等 (2017) 发现, 小嘴乌鸦在识别鸦脸中的表现比识别人脸时表现更好。野生的短嘴鸦和喜鹊能认出捕捉抓过它们或接近过其巢的人的面孔, 它们会聚集起来大叫以驱赶有威胁的人, 但对于没有威胁的人就不会这样 (Marzluff et al. 2010, Lee et al. 2011, Swift et al. 2015)。当有威胁的人靠近野生寒鸦时, 它们会更快地返回巢, 作者认为它们将人类当作捕食者 (Davidson et al. 2015)。除了野外的研究, 实验室中也有类似的发现, Cibulski 等 (2014) 发现当有熟悉的实验人员在场时, 渡鸦和小嘴乌鸦更愿意参与认知测试。Müller 等 (2017) 发现, 渡鸦可以记得谁是可靠公正的实验人员, 谁是不可靠的实验人员, 并在随后的选择中更多地与可靠公正的实验人员进行互动。

3.2.2 换位思考和心理归因 (perspective taking and mental-state attribution)

对于群居动物来讲, 辨别其他个体可能看到或者听到的线索并对此作出反应的能力对获取食物和赢取交配

机会具有重要作用。在过去的几十年里，与此相关的研究受到了广泛关注(可参考 Boeckle et al. 2018 的综述)。鸦科鸟类会贮藏食物以及偷取他人贮藏的食物，因此它们是测试换位思考及心理状态归因的理想物种 (Clayton et al. 2007)。相关研究主要是关注被测试的鸦科鸟类是否会因潜在“盗贼”的存在和“盗贼”的位置而调整自己贮藏食物的策略。当受试者注意到周围有潜在“盗贼”存在时，西丛鸦、渡鸦、北美星鸦和松鸦会把食物藏在障碍物后面或者距离更远、光线较暗的地方 (Bugnyar et al. 2002, Dally et al. 2005, 2006, Legg et al. 2014, Tornick et al. 2015, Legg et al. 2016)。渡鸦 (Bugnyar et al. 2005) 和西丛鸦 (Emery et al. 2001, 2004b) 不仅尽可能限制潜在“盗贼”接收到关于贮藏食物的视觉信息和听觉信息，而且会有选择性地检查或移动自己先前贮藏的食物。在松鸦的研究中，研究人员发现，雄性松鸦在分享食物时会根据雌性配偶的食物偏好灵活地喂养配偶 (Ostojic et al. 2013)。Bugnyar 等 (2016) 发现，当渡鸦通过声音线索推断出周围有同种鸟时，它们会改变自己的储食策略。一些研究人员认为上述有些研究不能确切证明鸦科鸟类的“读心术”能力，它们也可能是仅仅读懂了其他个体的行为 (Heyes 2014)，因此对于鸦科鸟类的换位思考及心理归因的相关研究还有待进一步讨论。

3.2.3 身体语言理解 (body language understanding) 在觅食或者躲避天敌时，个体对同种或者异种动物身体语言的理解，可以帮助个体躲避风险，提高生存几率。这一类的研究通常测试受试动物是否能够利用人类实验人员的身体语言 (包括指向、触摸、注视和头部方向等) 或者同类的身体语言找到隐藏的食物。Bugnyar 等 (2004) 的早期研究发现，人工饲养的渡鸦可以跟随实验人员的视线绕过视觉障碍，而随后 Schloegl 等 (2008a) 的研究发现，渡鸦可以快速地选择实验人员触摸过的装有食物的容器，但是不能根据实验人员或同类

的视线或者手指的方向选出正确的容器。尽管在实验方法改进后，有两只 (2/7) 渡鸦跟随实验人员的视线方向成功通过测试，但 Schloegl 等 (2008b) 将受试者的进步归功于个体的学习能力。在北美星鸦的研究中，大多数受试者在第一次实验中就能够利用实验人员的触摸线索，并且在少量的实验后能够学会使用指向和注视 (眼睛和头交替) 线索 (Tornick et al. 2011)。寒鸦和秃鼻乌鸦都可以利用实验人员的视线线索定位食物，研究人员认为，社会化程度可能是影响鸦科鸟类表现的关键 (von Bayern et al. 2009b, Schmidt et al. 2011)。

3.3 合作及亲社会行为 (cooperation and pro-social behavior)

大多数鸦科鸟类会形成长期的一夫一妻制结对关系，它们会出现领域防御、亲代抚育和食物分享等合作及亲社会行为 (Emery et al. 2007)。由于鸟类及其他脊椎动物之间的合作和亲社会性是广泛存在的，支撑这些行为的认知机制一直是研究人员感兴趣的话题。

3.3.1 合作 (cooperation) 比较常用的合作研究范式是一个复杂的拉绳取物任务。受试者必须同时拉动两个绳头才能使食物奖励靠近，如果只有一个受试者拉动绳子，绳子会从实验装置中拉出，受试者得不到食物 (图 8)。秃鼻乌鸦很快可以学会共同解决协作性的拉绳任务，但是在延迟测试中，它们不理解等待同伴的必要性 (Seed et al. 2008)。大部分情况下，它们选择独自拉动绳子而不是等待随后来到的同伴一起完成任务。后续的一项研究表明，秃鼻乌鸦是否愿意合作取决于它们的性格，勇敢的个体似乎更愿意参与合作，而害羞个体的行为更容易受到同伴的影响 (Scheid et al. 2010)。渡鸦可以合作完成拉绳任务，并且它们更倾向于选择关系更密切的同伴合作 (Massen et al. 2015a, Asakawa-Haas et al. 2016)。与秃鼻乌鸦不同的是，渡鸦学会了在合作任务中等待同伴。但它们等待同伴的原因究竟是意识到了同伴存在的必要性还是仅仅在等待绳子变得紧

绷，还有待进一步研究。在一项探究新喀鸦合作能力的研究中，新喀鸦需要将石块递给同伴，同伴将道具砸开后，两个受试者都可以获得食物。尽管新喀鸦可以通过合作完成这项任务，但是它们并不能真正理解合作的概念，因为无论同伴是否存在，新喀鸦都会出现递石头的行为（Jelbert et al. 2015）。

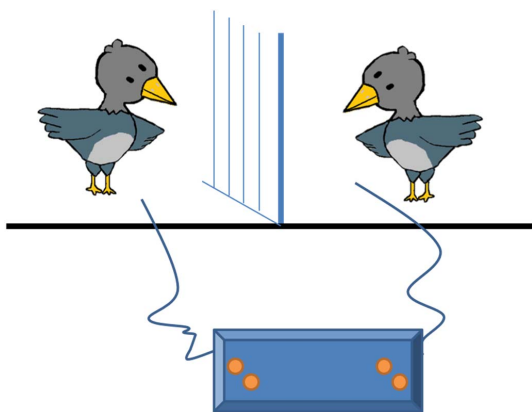


图 8 合作任务示意图

Fig. 8 Schematic diagram of cooperation task

研究人员认为对不公平的厌恶可能是影响动物在合作任务中表现的一个因素。目前证明动物存在不公平厌恶的证据十分有限，在灵长类中仅限于黑猩猩和卷尾猴（Brosnan et al. 2003, 2010）。Müller 等（2017）发现，渡鸦可以记住哪个实验人员是更加公平的交换者。当渡鸦和小嘴乌鸦受到不公平对待后，它们参与交换的积极性下降（Wascher et al. 2013, 2015），而新喀鸦并没有表现出不公平厌恶（Jelbert et al. 2015）。目前对于鸟类是否存在不公平厌恶的研究有限，同时，不公平厌恶与合作之间的关系也有待研究。

3.3.2 亲社会行为 (pro-social behavior) 在合作任务中，个体之间的联合行动通常会为参与合作的双方带来直接的好处。因此，个体可能会受到好处的激励，它们会基于自己可以得到利益而去参与合作（Noe 2006）。亲社会行为指的是行为者自愿为行为的受体带来利益的

一类行为（Marshall-Pescini et al. 2016）。对亲社会行为的研究旨在探索该行为在动物界的起源。早期的研究主要集中在黑猩猩、僧帽猴（*Cebus paella*）、恒河猴等灵长类动物（Silk et al. 2005, Burkart et al. 2007, Cronin et al. 2010, Burkart et al. 2013, Lambert et al. 2018），近些年来出现了越来越多关注鸚科鸟类的研究。尽管各个研究中使用的方法不同，但主要目的均是测试受试个体是否可以帮同伴获得食物。针对渡鸦的一系列研究表明，渡鸦在实验过程中不关注自己同伴是否会得到食物，当自身得不到好处的时候，它们就不再对实验感兴趣（Di Lascio et al. 2013, Massen et al. 2015b, Lambert et al. 2017b），这说明渡鸦不会出现利他行为。Duque 等（2016）发现，蓝头鸦会与同伴分享食物，并且占统治地位的个体会比下属展现更多分享食物的行为，同时，他们还证明了松鸦的亲社会倾向会随着催产素水平的升高而增加（Duque et al. 2018）。由于灰喜鹊的合作繁育模式（Ren et al. 2016），它们也成为了亲社会行为的研究对象之一，在一项群体实验中 Horn 等（2016）发现，灰喜鹊可以帮助自己的同伴获得食物。此外，研究人员发现，寒鸦也可以帮助自己的同伴获得食物，但这种行为的出现与同伴的行为或性别有关（Schwab et al. 2012）。

4 总结与展望

本文全面阐述了鸚科鸟类认知的研究现状，并对研究中常用范式进行了总结。本文提到的研究物种共有 22 种，其中，鸚属鸟类 10 种，丛鸚属 3 种，喜鹊属与灰喜鹊属各 2 种，星鸚属、松鸚属、蓝头鸚属、冠蓝鸚属、蓝鸚属各 1 种。从物种方面来看，大量的研究集中于鸚属鸟类以及北美星鸚、松鸚、蓝头鸚等具有高超储存食物能力的鸟类。鸚属的鸟类环境适应性较强，相对脑体积较大（van Horik et al. 2011），在工具使用等方面具有良好表现。而储存食物能力较强的北美星鸚等鸟类在空间记忆等方面表现突出。

对于鸦科以及其他鸟类认知能力的研究不仅可以满足我们对于认知能力进化的探索,还能通过成熟的研究范式为解决其他科学问题提供研究手段,如 Chen 等(2019)证明了具有特殊认知能力的虎皮鹦鹉(*Melopsittacus undulatus*) 在性选择方面存在优势。在过去的十几年间,许多研究为鸦科鸟类的高超认知能力提供了证据,鸦科鸟类在某些研究范式中的表现甚至可以与类人猿媲美。但目前的研究更多集中于鸦属鸟类和储食能力高超的北美星鸦及西丛鸦,若是要探究认知能力的进化起源,对于鸦科中其他鸟类或是雀形目中其他鸟类的认知研究尚不充足,特别是我们国内的相关研究才刚刚起步。其次,鸦科鸟类的社会性、分布范围、觅食策略等生态因素具有显著差异,在后续的研究中,应该关注生态因素对鸦科鸟类认知能力的影响,或是结合鸦科鸟类的生境及习性设计出更加合理的研究范式。此外,增加研究技术手段也为我们从神经生理角度了解鸟类认知提供思路,例如应用正电子发射断层扫描(positron emission tomography, PET)研究乌鸦脑区的活跃情况等(Swift et al. 2020)。

目前,在全面了解某一物种的认知能力方面还面临着挑战,除了研究证据尚不充分外,还受到研究发表倚偏的影响。已经发表的研究大多是正面的结果,由于负面结果产生的原因不明确,相关研究很难发表,这为全面了解一个物种的认知能力带来了阻碍。

参 考 文 献

- Agrillo C, Bisazza A. 2014. Spontaneous versus trained numerical abilities. A comparison between the two main tools to study numerical competence in non-human animals. *Journal of Neuroscience Methods*, 234: 82–91.
- Albiach-Serrano A, Bugnyar T, Call J. 2012. Apes (*Gorilla gorilla*, *Pan paniscus*, *P. troglodytes*, *Pongo abelii*) Versus Corvids (*Corvus corax*, *C. corone*) in a Support Task: The Effect of Pattern and Functionality. *Journal of Comparative Psychology*, 126(4): 355–367.
- Asakawa-Haas K, Schiestl M, Bugnyar T, et al. 2016. Partner Choice in Raven (*Corvus corax*) Cooperation. *PLoS One*, 11(6): e0156962.
- Auersperg A M, van Horik J O, Bugnyar T, et al. 2015. Combinatory actions during object play in psittaciformes (*Diopsittaca nobilis*, *Pionites melanocephala*, *Cacatua goffini*) and corvids (*Corvus corax*, *C. monedula*, *C. moneduloides*). *Journal of Comparative Psychology*, 129(1): 62–71.
- Aust U, Range F, Steurer M, et al. 2008. Inferential reasoning by exclusion in pigeons, dogs, and humans. *Animal Cognition*, 11(4): 587–597.
- Balakhonov D, Rose J. 2017. Crows Rival Monkeys in Cognitive Capacity. *Scientific Reports*, 7(1): 8809.
- Balda R, Kamil A. 1989. A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour*, 38: 486–495.
- Balda R P. 2007. Corvids in combat: With a weapon? *Wilson Journal of Ornithology*, 119(1): 100–102.
- Bard K A, Todd B K, Bernier C, et al. 2006. Self-awareness in human and chimpanzee infants: What is measured and what is meant by the mark and mirror test? *Infancy*, 9(2): 191–219.
- Bayern A, Danel S, Auersperg A M I, et al. 2018. Compound tool construction by New Caledonian crows. *Scientific Reports*, 8(1): 15676.
- Bebus S, Small T, Jones B, et al. 2016. Associative learning is inversely related to reversal learning and varies with nestling corticosterone exposure. *Animal Behaviour*, 111: 251–260.
- Bird C D, Emery N J. 2009. Rooks Use Stones to Raise the Water Level to Reach a Floating Worm. *Current Biology*, 19(16): 1410–1414.
- Bird C D, Emery N J. 2010. Rooks perceive support relations similar to six-month-old babies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277(1678): 147–151.
- Boeckle M, Bugnyar T. 2012. Long-Term Memory for Affiliates in Ravens. *Current Biology*, 22(9): 801–806.
- Boeckle M, Clayton N S. 2018. Theory of mind. // Vonk J, Shackelford T. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Cham: Springer International Publishing, 1–12.
- Bogale B, Kamata N, Mioko K, et al. 2011. Quantity discrimination in jungle crows, *Corvus macrorhynchos*. *Animal Behaviour*, 82: 635–641.

- Bond A B, Kamil A C, Balda R P. 2007. Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of North American corvids (*Gymnorhinus cyanocephalus*, *Nucifraga columbiana*, *Aphelocoma californica*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(4): 372–379.
- Bond A B, Wei C A, Kamil A C. 2010. Cognitive representation in transitive inference: A comparison of four corvid species. *Behavioural Processes*, 85(3): 283–292.
- Brecht K F, Wagener L, Ostojic L, et al. 2017. Comparing the face inversion effect in crows and humans. *Journal of Comparative Physiology A*, 203 (12): 1017–1027.
- Brosnan S F, de Waal F B M. 2003. Monkeys reject unequal pay. *Nature*, 425(6955): 297–299.
- Brosnan S F, Talbot C, Ahlgren M, et al. 2010. Mechanisms underlying responses to inequitable outcomes in chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 79(6): 1229–1237.
- Bugnyar T, Heinrich B. 2005. Ravens, *Corvus corax*, differentiate between knowledgeable and ignorant competitors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1573): 1641–1646.
- Bugnyar T, Kotschal K. 2002. Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax*: Is it 'tactical' deception? *Animal Behaviour*, 64(2): 185–195.
- Bugnyar T, Reber S A, Buckner C. 2016. Ravens attribute visual access to unseen competitors. *Nature Communications*, 7(1): 10506.
- Bugnyar T, Stowe M, Heinrich B. 2004. Ravens, *Corvus corax*, follow gaze direction of humans around obstacles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271(1546): 1331–1336.
- Bugnyar T, Stowe M, Heinrich B. 2007. The ontogeny of caching in ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 74(4): 757–767.
- Buniyaadi A, Taufique S K T, Kumar V. 2019. Self-recognition in corvids: evidence from the mirror-mark test in Indian house crows (*Corvus splendens*). *Journal of Ornithology*, 161(2): 341–350.
- Burkart J M, Fehr E, Efferson C, et al. 2007. Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50): 19762–19766.
- Burkart J M, van Schaik C. 2013. Group Service in Macaques (*Macaca fuscata*), Capuchins (*Cebus apella*) and Marmosets (*Callithrix jacchus*): A Comparative Approach to Identifying Proactive Prosocial Motivations. *Journal of Comparative Psychology*, 127(2): 212–225.
- Butler A B, Manger P R, Lindahl B I B, et al. 2005. Evolution of the neural basis of consciousness: a bird-mammal comparison. *Bioessays*, 27(9): 923–936.
- Call J. 2004. Inferences about the location of food in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(2): 232–241.
- Call J. 2006. Inferences by exclusion in the great apes: The effect of age and species. *Animal Cognition*, 9(4): 393–403.
- Cesana-Arlotti N, Martin A, Teglas E, et al. 2018. Precursors of logical reasoning in preverbal human infants. *Science*, 359(6381): 1263–1266.
- Chappell J, Kacelnik A. 2002. Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition*, 5 (2): 71–78.
- Chappell J, Kacelnik A. 2004. Selection of tool diameter by New Caledonian crows *Corvus moneduloides*. *Animal Cognition*, 7(2): 121–127.
- Cheke L G, Bird C D, Clayton N S. 2011. Tool-use and instrumental learning in the Eurasian jay (*Garrulus glandarius*). *Animal Cognition*, 14(3): 441–455.
- Chen J, Zou Y, Sun Y H, et al. 2019. Problem-solving males become more attractive to female budgerigars. *Science*, 363(6423): 166–167.
- Christie S, Gentner D, Call J, et al. 2016. Sensitivity to Relational Similarity and Object Similarity in Apes and Children. *Current Biology*, 26(4): 531–535.
- Cibulski L, Wascher C A, Weiss B M, et al. 2014. Familiarity with the experimenter influences the performance of Common ravens (*Corvus corax*) and Carrion crows (*Corvus corone corone*) in cognitive tasks. *Behavioural Processes*, 103: 129–137.
- Clary D, Kelly D M. 2016. Graded Mirror Self-Recognition by Clark's Nutcrackers. *Scientific Reports*, 6(1): 36459.
- Clary D, Stow M K, Vernouillet A, et al. 2019. Mirror-mediated responses of California scrub jays (*Aphelocoma californica*) during a caching task and the mark test. *Ethology*, 126(2): 140–152.
- Clayton N S, Dally J M, Emery N J. 2007. Social cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural

- psychologist. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 362(1480): 507–522.
- Cook R G, Wasserman E A. 2007. Learning and transfer of relational matching-to-sample by pigeons. *Psychonomic Bulletin & Review*, 14(6): 1107–1114.
- Correia S P C, Dickinson A, Clayton N S. 2007. Western scrub-jays anticipate future needs independently of their current motivational state. *Current Biology*, 17(10): 856–861.
- Cronin K A, Schroeder K K E, Snowdon C T. 2010. Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277(1701): 3845–3851.
- Dally J, Emery N, Clayton N. 2005. Cache protection strategies by western scrub-jays (*Aphelocoma californica*): Hiding food in the shade. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(Suppl 6): S387–S390.
- Dally J M, Emery N J, Clayton N S. 2006. Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*, 312(5780): 1662–1665.
- Davidson G, Clayton N, Thornton A. 2015. Wild jackdaws, *Corvus monedula*, recognize individual humans and may respond to gaze direction with defensive behaviour. *Animal Behaviour*, 108: 17–24.
- Davidson G, Miller R, Loissel E, et al. 2017. The development of support intuitions and object causality in juvenile Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Scientific Reports*, 7(1): 40062.
- de Waal F B M. 2019. Fish, mirrors, and a gradualist perspective on self-awareness. *PLoS Biology*, 17(2): e3000112.
- Di Lascio F, Nyffeler F, Bshary R, et al. 2013. Ravens (*Corvus corax*) are indifferent to the gains of conspecific recipients or human partners in experimental tasks. *Animal Cognition*, 16(1): 35–43.
- Ditz H M, Nieder A. 2016. Numerosity representations in crows obey the Weber-Fechner law. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 283(1827): 20160083.
- Dufour V, Pelé M, Sterck E, et al. 2007. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) anticipation of food return: Coping with waiting time in an exchange task. *Journal of Comparative Psychology*, 121(2): 145–155.
- Dufour V, Wascher C A F, Braun A, et al. 2012. Corvids can decide if a future exchange is worth waiting for. *Biology Letters*, 8(2): 201–204.
- Duque J F, Leichner W, Ahmann H, et al. 2018. Mesotocin influences pinyon jay prosociality. *Biology Letters*, 14(4): 20180105.
- Duque J F, Stevens J R. 2016. Voluntary food sharing in pinyon jays: the role of reciprocity and dominance. *Animal Behaviour*, 122: 135–144.
- Emery N, Dally J, Clayton N. 2004b. Western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) use cognitive strategies to protect their caches from thieving conspecifics. *Animal Cognition*, 7(1): 37–43.
- Emery N J, Clayton N S. 2001. Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, 414(6862): 443–446.
- Emery N J, Clayton N S. 2004a. The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306(5703): 1903–1907.
- Emery N J, Seed A M, von Bayern A M, et al. 2007. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 362(1480): 489–505.
- Fagot J, Parron C. 2010. Relational Matching in Baboons (*Papio papio*) With Reduced Grouping Requirements. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavioral Processes*, 36(2): 184–193.
- Flemming T M, Thompson R K, Fagot J. 2013. Baboons, like humans, solve analogy by categorical abstraction of relations. *Animal Cognition*, 16(3): 519–524.
- Gallup G G. 1970. Chimpanzees. Self-Recognition. *Science*, 167(3914): 86–87.
- Gossette R, Gossette M, Riddell W. 1966. Comparison of successive discrimination reversal performances among closely and remotely related avian species. *Animal Behaviour*, 14(4): 560–564.
- Goto K, Watanabe S. 2009. Visual working memory of jungle crows (*Corvus macrorhynchos*) in operant delayed matching-to-sample. *Japanese Psychological Research*, 51(3): 122–131.
- Goto K, Watanabe S. 2012. Large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*) have retrospective but not prospective metamemory. *Animal Cognition*, 15(1): 27–35.
- Grosenick L, Clement T, Fernald R. 2007. Fish can Infer Social Rank by Observation Alone. *Nature*, 445(7126): 429–432.
- Gruber R, Schiest M, Boeckle M, et al. 2019. New Caledonian Crows Use Mental Representations to Solve Metatool Problems.

- Current Biology, 29(4): 686–692.
- Guez D, Audley C. 2013. Transitive or Not: A Critical Appraisal of Transitive Inference in Animals. *Ethology*, 119(9): 703–726.
- Heinrich B. 1995. An experimental investigation of insight in Common Ravens (*Corvus corax*). *Auk*, 112(4): 994–1003.
- Herculano-Houzel S, Collins C E, Wong P, et al. 2007. Cellular scaling rules for primate brains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(9): 3562–3567.
- Heyes C. 2014. Animal mindreading: what's the problem? *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(2): 313–327.
- Heyes C M. 1994. Reflections on Self-Recognition in Primates. *Animal Behaviour*, 47(4): 909–919.
- Hillemann F, Bugnyar T, Kotrschal K, et al. 2014. Waiting for better, not for more: Corvids respond to quality in two delay maintenance tasks. *Animal Behaviour*, 90: 1–10.
- Hoffmann A, Ruttler V, Nieder A. 2011. Ontogeny of object permanence and object tracking in the carrion crow, *Corvus corone*. *Animal Behaviour*, 82(2): 359–367.
- Hofmann M M, Cheke L G, Clayton N S. 2016. Western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) solve multiple-string problems by the spatial relation of string and reward. *Animal Cognition*, 19(6): 1103–1114.
- Hopp S L, Jablonski P, Brown J L. 2001. Recognition of group membership by voice in Mexican jays, *Aphelocoma ultramarina*. *Animal Behaviour*, 62(2): 297–303.
- Horn L, Scheer C, Bugnyar T, et al. 2016. Proactive prosociality in a cooperatively breeding corvid, the azure-winged magpie (*Cyanopica cyana*). *Biology Letters*, 12(10): 20160649.
- Huber L, Gajdon G K. 2006. Technical intelligence in animals: the kea model. *Animal Cognition*, 9(4): 295–305.
- Hunt G R, Gray R D. 2003. Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1517): 867–874.
- Jacobs I F, Osvath M. 2015a. The String-Pulling Paradigm in Comparative Psychology. *Journal of Comparative Psychology*, 129(2): 89–120.
- Jacobs I F, von Bayern A, Martin-Ordas G, et al. 2015b. Corvids create novel causal interventions after all. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806): 20142504.
- Jarvis E D, Mirarab S, Aberer A J, et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215): 1320–1331.
- Jelbert S, Taylor A, Cheke L, et al. 2014. Using the Aesop's Fable Paradigm to Investigate Causal Understanding of Water Displacement by New Caledonian Crows. *PLoS One*, 9(3): e92895.
- Jelbert S A, Miller R, Schiestl M, et al. 2019. New Caledonian crows infer the weight of objects from observing their movements in a breeze. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 286(1894): 20182332.
- Jelbert S A, Singh P J, Gray R D, et al. 2015. New Caledonian Crows Rapidly Solve a Collaborative Problem without Cooperative Cognition. *PLoS One*, 10(8): e0133253.
- Jelbert S A, Taylor A H, Gray R D. 2016. Does absolute brain size really predict self-control? Hand-tracking training improves performance on the A-not-B task. *Biology Letters*, 12(2): 20150871.
- Kabadayi C, Bobrowicz K, Osvath M. 2018. The detour paradigm in animal cognition. *Animal Cognition*, 21(1): 21–35.
- Kabadayi C, Jacobs I, Osvath M. 2017a. The Development of Motor Self-Regulation in Ravens. *Frontiers in Psychology*, 8: 2100.
- Kabadayi C, Krasheninnikova A, O'Neill L, et al. 2017b. Are parrots poor at motor self-regulation or is the cylinder task poor at measuring it? *Animal Cognition*, 20(6): 1137–1146.
- Kabadayi C, Osvath M. 2017c. Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering. *Science*, 357(6347): 202–204.
- Kabadayi C, Taylor L A, von Bayern A M, et al. 2016. Ravens, New Caledonian crows and jackdaws parallel great apes in motor self-regulation despite smaller brains. *Royal Society Open Science*, 3(4): 160104.
- Kenward B, Weir A A S, Rutz C, et al. 2005. Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, 433(7022): 121–121.
- Kondo N, Izawa E I, Watanabe S. 2012. Crows cross-modally recognize group members but not non-group members. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 279(1735): 1937–1942.
- Kusayama T, Bischof H J, Watanabe S. 2000. Responses to mirror-image stimulation in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*). *Animal Cognition*, 3(1): 61–64.
- Lambert M, Jacobs I, Osvath M, et al. 2018. Birds of a feather? Parrot

- and corvid cognition compared. *Behaviour*, 156(5/8): 505–594.
- Lambert M L, Massen J J M, Seed A M, et al. 2017b. An 'unkindness' of ravens? Measuring prosocial preferences in *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 123: 383–393.
- Lambert M L, Schiestl M, Schwing R, et al. 2017a. Function and flexibility of object exploration in kea and New Caledonian crows. *Royal Society Open Science*, 4(9): 170652.
- Lazareva O F, Smirnova A A, Bagozkaja M S, et al. 2004. Transitive responding in hooded crows requires linearly ordered stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 82(1): 1–19.
- Lee W Y, Lee S I, Choe J C, et al. 2011. Wild birds recognize individual humans: experiments on magpies, *Pica pica*. *Animal Cognition*, 14(6): 817–825.
- Lefebvre L. 2013. Brains, innovations, tools and cultural transmission in birds, non-human primates, and fossil hominins. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7: 245.
- Lefebvre L, Nicolakakis N, Boire D. 2002. Tools and brains in birds. *Behaviour*, 139(7): 939–973.
- Legg E W, Clayton N S. 2014. Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) conceal caches from onlookers. *Animal Cognition*, 17(5): 1223–1226.
- Legg E W, Ostojic L, Clayton N S. 2016. Caching at a distance: a cache protection strategy in Eurasian jays. *Animal Cognition*, 19(4): 753–758.
- Liedtke J, Werdenich D, Gajdon G, et al. 2011. Big brains are not enough: Performance of three parrot species in the trap-tube paradigm. *Animal Cognition*, 14(1): 143–149.
- MacLean E, Hare B, Nunn C, et al. 2014. The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 21(20): E2140–E2148.
- Manns M, Romling J. 2012. The impact of asymmetrical light input on cerebral hemispheric specialization and interhemispheric cooperation. *Nature Communications*, 3(1): 696.
- Marshall-Pescini S, Dale R, Quervel-Chaumette M, et al. 2016. Critical issues in experimental studies of prosociality in non-human species. *Animal Cognition*, 19(4): 679–705.
- Martinho A, Kacelnik A. 2016. Ducklings imprint on the relational concept of “same or different”. *Science*, 353(6296): 286–288.
- Marzluff J M. 1988. Vocal Recognition of Mates by Breeding Pinyon Jays, *Gymnorhinus-Cyanocephalus*. *Animal Behaviour*, 36(1): 296–298.
- Marzluff J M, Walls J, Cornell H N, et al. 2010. Lasting recognition of threatening people by wild American crows. *Animal Behaviour*, 79(3): 699–707.
- Massen J, Lambert M, Schiestl M, et al. 2015b. Subadult ravens generally don't transfer valuable tokens to conspecifics when there is nothing to gain for themselves. *Frontiers in Psychology*, 1: 655.
- Massen J J, Ritter C, Bugnyar T. 2015a. Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific Reports*, 5(1): 15021.
- Massen J J M, Pasukonis A, Schmidt J, et al. 2014. Ravens notice dominance reversals among conspecifics within and outside their social group. *Nature Communications*, 5(1): 3679.
- Medina F S, Taylor A H, Hunt G R, et al. 2011. New Caledonian crows' responses to mirrors. *Animal Behaviour*, 82(5): 981–993.
- Mikolasch S, Kotschal K, Schloegl C. 2012. Is caching the key to exclusion in corvids? The case of carrion crows (*Corvus corone corone*). *Animal Cognition*, 15(1): 73–82.
- Mikolasch S, Kotschal K, Schloegl C. 2013. Transitive inference in jackdaws (*Corvus monedula*). *Behavioural Processes*, 92: 113–117.
- Miller R, Boeckle M, Jelbert S A, et al. 2019. Self-control in crows, parrots and nonhuman primates. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Cognitive Science*, 10(6): e1504.
- Miller R, Frohnwieser A, Schiestl M, et al. 2020. Delayed gratification in New Caledonian crows and young children: influence of reward type and visibility. *Animal Cognition*, 23(1): 71–85.
- Miller R, Logan C, Lister K, et al. 2016. Eurasian jays do not copy the choices of conspecifics, but they do show evidence of stimulus enhancement. *PeerJ*, 4(12): e2746.
- Mody S, Carey S. 2016. The emergence of reasoning by the disjunctive syllogism in early childhood. *Cognition*, 154: 40–48.
- Müller J, Massen J, Bugnyar T, et al. 2017. Ravens remember the nature of a single reciprocal interaction sequence over 2 days and even after a month. *Animal Behaviour*, 128: 69–78.
- Noe R. 2006. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71(1): 1–18.

- Olkowicz S, Kocourek M, Lucan R K, et al. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(26): 7255–7260.
- Ostojic L, Shaw R C, Cheke L G, et al. 2013. Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(10): 4123–4128.
- Paz-y-Mino G, Bond A B, Kamil A C, et al. 2004. Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, 430(7001): 778–781.
- Penn D, Holyoak K, Povinelli D. 2008. Darwin's mistake: Explaining the discontinuity between human and nonhuman minds. *The Behavioral and brain sciences*, 31(2): 109–130.
- Piaget J. 1952. *The origin of intelligence in the child*. International Universities Press; New York.
- Plotnik J M, de Waal F B M, Reiss D. 2006. Self-recognition in an Asian elephant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(45): 17053–17057.
- Pollok B, Prior H, Gunturkun O. 2000. Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*). *Journal of Comparative Psychology*, 114(2): 148–157.
- Premack D, Premack A J. 1994. Levels of causal understanding in chimpanzees and children. *Cognition*, 50(1/3): 347–362.
- Prior H, Schwarz A, Gunturkun O. 2008. Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): Evidence of self-recognition. *PLoS Biology*, 6(8): 1642–1650.
- Raby C R, Alexis D M, Dickinson A, et al. 2007. Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, 445(7130): 919–921.
- Ramseyer A, Pele M, Dufour V, et al. 2006. Accepting loss: the temporal limits of reciprocity in brown capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 273(1583): 179–184.
- Range F, Bugnyar T, Schlogl C, et al. 2006. Individual and sex differences in learning abilities of ravens. *Behavioural Processes*, 73(1): 100–106.
- Reiss D, Marino L. 2001. Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10): 5937–5942.
- Ren Q M, Luo S, Du X J, et al. 2016. Helper effects in the azure-winged magpie *Cyanopica cyana* in relation to highly-clumped nesting pattern and high frequency of conspecific nest-raiding. *Journal of Avian Biology*, 47(4): 449–456.
- Roskaft E, Espmark Y. 1984. Sibling Recognition in the Rook (*Corvus-Frugilegus*). *Behavioural Processes*, 9(2/3): 223–230.
- Rutz C, Klump B C, Komarczyk L, et al. 2016b. Discovery of species-wide tool use in the Hawaiian crow. *Nature*, 537(7620): 403–407.
- Rutz C, Sugasawa S, van der Wal J E, et al. 2016a. Tool bending in New Caledonian crows. *Royal Society Open Science*, 3(8): 160439.
- Scheid C, Noe R. 2010. The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Animal Cognition*, 13(3): 545–553.
- Schloegl C, Gajdon G, Huber L, et al. 2009. What you see is what you get? exclusion performances in ravens and keas. *PLoS One*, 4(8): e6368.
- Schloegl C, Kotschal K, Bugnyar T. 2008a. Do common ravens (*Corvus corax*) rely on human or conspecific gaze cues to detect hidden food? *Animal Cognition*, 11(2): 231–241.
- Schloegl C, Kotschal K, Bugnyar T. 2008b. Modifying the object-choice task: Is the way you look important for ravens? *Behavioural Processes*, 77(1): 61–65.
- Schmidt J, Scheid C, Kotschal K, et al. 2011. Gaze direction - A cue for hidden food in rooks (*Corvus frugilegus*)? *Behavioural Processes*, 88(2): 88–93.
- Schwab C, Swoboda R, Kotschal K, et al. 2012. Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PLoS One*, 7(4): e34922.
- Seed A, Byrne R. 2010. Animal tool-use. *Current Biology*, 20(23): R1032–R1039.
- Seed A, Emery N, Clayton N. 2009. Intelligence in corvids and apes: a case of convergent evolution? *Ethology*, 115(5): 401–420.
- Seed A, Hanus D, Call J. 2011. *Causal Knowledge in Corvids, Primates, and Children*. Oxford: Oxford University Press: 89–110.
- Seed A M, Clayton N S, Emery N J. 2008. Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1641): 1421–1429.
- Seed A M, Tebbich S, Emery N J, et al. 2006. Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*, 16(7):

- 697–701.
- Shaw R C, Plotnik J M, Clayton N S. 2013. Exclusion in Corvids: The Performance of Food-Caching Eurasian Jays (*Garrulus glandarius*). *Journal of Comparative Psychology*, 127(4): 428–435.
- Shettleworth S J. 2010. *Cognition, evolution, and behavior*, 2nd ed. Oxford University Press; Oxford; New York.
- Silk J B, Brosnan S F, Vonk J, et al. 2005. Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437(7063): 1357–1359.
- Smirnova A, Zorina Z, Obozova T, et al. 2015. Crows Spontaneously Exhibit Analogical Reasoning. *Current Biology*, 25(2): 256–260.
- Smith J D. 2010. Inaugurating the Study of Animal Metacognition. *International Journal of Comparative Psychology*, 23(3): 401–413.
- Sol D, Timmermans S, Lefebvre L. 2002. Behavioral flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63(3): 495–502.
- Soler M, Perez-Contreras T, Peralta-Sanchez J M. 2014. Mirror-Mark Tests Performed on Jackdaws Reveal Potential Methodological Problems in the Use of Stickers in Avian Mark-Test Studies. *PLoS One*, 9(1): e86193.
- St Clair J J H, Klump B C, Sugasawa S, et al. 2018. Hook innovation boosts foraging efficiency in tool-using crows. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3): 441–444.
- Stow M K, Vernouillet A, Kelly D M. 2018. Neophobia does not account for motoric self-regulation performance as measured during the detour-reaching cylinder task. *Animal Cognition*, 21(4): 565–574.
- Sugasawa S, Klump B C, St Clair J J H, et al. 2017. Causes and Consequences of Tool Shape Variation in New Caledonian Crows. *Current Biology*, 27(24): 3885–3890.
- Swift K N, Marzluff J M. 2015. Wild American crows gather around their dead to learn about danger. *Animal Behaviour*, 109: 187–197.
- Swift K N, Marzluff J M, Templeton C N, et al. 2020. Brain activity underlying American crow processing of encounters with dead conspecifics. *Behavioural Brain Research*, 385: 112546.
- Taylor A H, Hunt G R, Holzhaider J C, et al. 2007. Spontaneous metatool use by new Caledonian crows. *Current Biology*, 17(17): 1504–1507.
- Taylor A H, Hunt G R, Medina F S, et al. 2009. Do New Caledonian crows solve physical problems through causal reasoning? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1655): 247–254.
- Tebbich S, Seed A M, Emery N J, et al. 2007. Non-tool-using rooks, *Corvus frugilegus*, solve the trap-tube problem. *Animal Cognition*, 10(2): 225–231.
- Templeton J, Kamil A, Balda R. 1999. Sociality and social learning in two species of corvids: The Pinyon Jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*) and the Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(4): 450–455.
- Tibbetts E A, Dale J. 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(10): 529–537.
- Tornick J, Rushia S, Gibson B. 2015. Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*) are sensitive to distance, but not lighting when caching in the presence of a conspecific. *Behavioural Processes*, 123: 125–133.
- Tornick J K, Gibson B M. 2013. Tests of inferential reasoning by exclusion in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Animal Cognition*, 16(4): 583–597.
- Tornick J K, Gibson B M, Kispert D, et al. 2011. Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*) use gestures to identify the location of hidden food. *Animal Cognition*, 14(1): 117–125.
- Ujfalussy D J, Miklosi A, Bugnyar T. 2013. Ontogeny of object permanence in a non-storing corvid species, the jackdaw (*Corvus monedula*). *Animal Cognition*, 16(3): 405–416.
- van Horik J, Emery N J. 2011. Evolution of cognition. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Cognitive Science*, 2(6): 621–633.
- Vernouillet A, Anderson J, Clary D, et al. 2016. Inhibition in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*): results of a detour-reaching test. *Animal Cognition*, 19(3): 661–665.
- Visalberghi E, Frigaszy D M, Savagerumbaugh S. 1995. Performance in a Tool-Using Task by Common Chimpanzees (*Pan-Troglodytes*), Bonobos (*Pan-Paniscus*), an Orangutan (*Pongo-Pygmaeus*), and Capuchin Monkeys (*Cebus-Apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1): 52–60.
- von Bayern A M, Heathcote R J, Rutz C, et al. 2009a. The role of experience in problem solving and innovative tool use in crows. *Current Biology*, 19(22): 1965–1968.
- von Bayern A M P, Emery N J. 2009b. Jackdaws Respond to Human Attentional States and Communicative Cues in Different Contexts.

- Current Biology, 19(7): 602–606.
- Vonk J. 2003. Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and orangutan (*Pongo abelii*) understanding of first- and second-order relations. *Animal Cognition*, 6(2): 77–86.
- Vonk J. 2015. Corvid Cognition: Something to Crow About? *Current Biology*, 25(2): R69–R71.
- Wang L, Luo Y, Wang H, et al. 2020. Azure-winged magpies fail to understand the principle of mirror imaging. *Behavioural Processes*, 177: 104155.
- Wang L, Luo Y C, Wang X, et al. 2019. Azure-winged magpies solve string-pulling tasks by partial understanding of the physical cognition. *Current Zoology*, 65(4): 385–392.
- Wascher C A, Bugnyar T. 2013. Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS One*, 8(2): e56885.
- Wascher C A F, Hillemann F, Canestrari D, et al. 2015. Carrion crows learn to discriminate between calls of reliable and unreliable conspecifics. *Animal Cognition*, 18(5): 1181–1185.
- Watanabe A, Clayton N S. 2016. Hint-seeking behaviour of western scrub-jays in a metacognition task. *Animal Cognition*, 19(1): 53–64.
- Wei C A, Kamil A C, Bond A B. 2014. Direct and relational representation during transitive list linking in pinyon jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*). *Journal of Comparative Psychology*, 128(1): 1–10.
- Weir A A S, Chappell J, Kacelnik A. 2002. Shaping of hooks in new Caledonian crows. *Science*, 297(5583): 981–981.
- Woods R D, Kings M, McIvor G E, et al. 2018. Caller characteristics influence recruitment to collective anti-predator events in jackdaws. *Scientific Reports*, 8(1): 7343.
- Yorzinski J L. 2017. The cognitive basis of individual recognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16: 53–57.
- Zandberg L, Jolles J W, Boogert N J, et al. 2014. Jackdaw nestlings can discriminate between conspecific calls but do not beg specifically to their parents. *Behavioral Ecology*, 25(3): 565–573.
- Zinkivskaya A, Nazir F, Smulders T V. 2009. What-Where-When memory in magpies (*Pica pica*). *Animal Cognition*, 12(1): 119–125.
- Zucca P, Milos N, Vallortigara G. 2007. Piagetian object permanence and its development in Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Animal Cognition*, 10(2): 243–258.
- 尚玉昌. 2012. 动物行为研究的新进展(四): 食物贮藏与计划未来. *自然杂志*, 34(3): 157–160.
- 王琳. 2019. 灰喜鹊认知能力初探. 南京: 南京大学硕士学位论文, 24–39.

附录 1 文中主要研究汇总

Appendix 1 Summary of the studies mentioned above

物种 Species	参与的研究范式 Research paradigm	表现 Performance	参考文献 References
鸦属 <i>Corvus</i>			
新喀鸦 <i>C. moneduloides</i>	A 非 B 任务 The A-not-B task	训练后通过 Subjects passed the test after training	Jelbert et al. 2016
	反转学习 Reversal learning	经历多次训练后, 可逆转偏好 After repeated training, the subjects' preferences were reversed	Jelbert et al. 2016
	工具的使用与制作 Tool-making and tool-using	目前已知最优秀的使用工具的鸟类, 野外和实验室均有大量记录 The New Caledonian crow is the best known tool-using bird, with extensive tool-using records in the field and in the laboratory	Weir et al. 2002 Sugasawa et al. 2017 Rutz et al. 2016a Lambert et al. 2017b 等
	陷阱管测试 The trap-tube task	经过训练后可躲避陷阱 Subjects are trained to avoid traps	Taylor et al. 2009
	镜面自我认知 Mirror self-recognition	可以利用镜像寻找食物但无镜面自我认知 Subjects were able to locate food using mirror images, but did not pass the mirror test	Medina et al. 2011
	合作任务 Cooperating task	学会共同解决问题, 但不理解合作本质 Subjects learn to solve problems together, but don't understand the nature of cooperation	Jelbert et al. 2015

续附录 1

物种 Species	参与的研究范式 Research paradigm	表现 Performance	参考文献 References
秃鼻乌鸦 <i>C. frugilegus</i>	使用工具 Tool-using	使用工具获取食物 Subjects can use tools to get food	Bird et al. 2009
	支撑关系测试 Support task	可以理解物体的接触关系 Subjects can understand the contact relationship between objects	Bird et al. 2010
	陷阱管测试 The trap-tube task	仅一只个体通过测试 Only one subject passed the test	Seed et al. 2006
	个体识别 Individual recognition	区分同种个体的叫声 Subjects were able to distinguish the conspecific calls	Roskaf et al. 1984
	身体语言理解 Body language understanding	可以利用实验人员的视线线索 Subjects can use the experimenter's line of sight	Schmidt et al. 2011
	合作任务 Cooperating task	学会共同解决问题, 但不理解合作本质 Subjects learn to solve problems together, but don't understand the nature of cooperation	Seed et al. 2008 Scheid et al. 2010
	小嘴乌鸦 <i>C. corone</i>	延时满足 Delayed gratification	延迟满足超过 5 分钟, 部分超过 10 分钟 Subjects delayed gratification for more than 5 minutes, some for more than 10 minutes
客体永久性 Object permanence		通过 Passed	Hoffmann et al. 2011
数能力 Numerical competence		符合韦伯-费希纳定律 Numerosity representations in crows obey the Weber-Fechner law	Ditz et al. 2016
排除推理 Inference by exclusion		根据视觉线索推理出食物位置 The subjects were able to deduce where the food was based on visual cues from the experimenter	Mikolasch et al. 2012
面部识别 Facial recognition		识别鸦科和人类面部 The subjects were able to identify corvids and human faces	Brecht et al. 2017
人类识别 Human recognition		可以区分熟悉和陌生的实验人员 Subjects were able to distinguish between familiar and unfamiliar subjects	Cibulski et al. 2014
不公平厌恶 Inequity aversion		受到不公平待遇后, 实验积极性下降 After the subjects were treated unfairly, their enthusiasm for the experiment decreased	Wascher et al. 2013 Wascher et al. 2015
渡鸦 <i>C. corax</i>	迂回范式 Detour paradigm	表现良好 Subjects performed well	Kabadayi et al. 2017a
	延时满足 Delayed gratification	延迟满足超过 5 分钟 Subjects delayed gratification for more than 5 minutes	Dufour et al. 2012 Hillemann et al. 2014 Cibulski et al. 2014
	反转学习 Reversal learning	首次学习任务与反转学习任务的实验次数比例为 1:2 The ratio of the first learning task to the reverse learning task is 1:2	Range et al. 2006
	客体永久性 Object permanence	通过 Passed	Bugnyar et al. 2007
	拉绳取物 The string-pulling task	可以通过交叉绳测试 Subjects can pass the cross-string task	Heinrich 1995
	使用工具 Tool-using	训练后可以使用石头获得食物 After training, subjects can use stones to get food	Kabadayi et al. 2017c
	个体识别 Individual recognition	区分同种个体的叫声 Subjects were able to distinguish the conspecific calls	Boeckle et al. 2012
	人类识别 Human recognition	可以区分熟悉和陌生的实验人员 Subjects were able to distinguish between familiar and unfamiliar subjects	Cibulski et al. 2014 Müller et al. 2017
	换位思考 Perspective taking	将食物藏在不易被发现的位置 The subjects hid the food in a place where it could not be seen	Bugnyar et al. 2002 Bugnyar et al. 2005 Bugnyar et al. 2016
	身体语言理解 Body language understanding	根据实验人员或同类的肢体语言找到食物 The subjects found the food based on the body language of the experimenter or similar subjects	Bugnyar et al. 2004 Schloegl et al. 2008a Schloegl et al. 2008b
	合作任务 Cooperating task	合作完成拉绳任务 Subjects could cooperate to complete the string-pulling task	Massen et al. 2015b Asakawa-Haas et al. 2016
	亲社会行为 Pro-social behaviour	不存在 There is no pro-social behaviour	Di Lascio et al. 2013 Lambert et al. 2017a

续附录 1

物种 Species	参与的研究范式 Research paradigm	表现 Performance	参考文献 References
大嘴乌鸦 <i>C. macrorhynchos</i>	元认知 Metacognition	记忆出现错误时, 逃避测试 Subjects avoided the test when they had memory errors	Goto et al. 2012
	数能力 Numerical competence	受到数字比例和刺激强度的影响 The subjects' performance was influenced by the number ratio and the intensity of the stimulus	Bogale et al. 2011
	镜面自我认知 Mirror self-recognition	未通过 Failed	Kusayama et al. 2000
	个体识别 Individual recognition	通过听觉视觉两种方式 Subjects can identify conspecifics based on visual and auditory cues	Kondo et al. 2012
寒鸦 <i>C. monedula</i>	客体永久性 Object permanence	通过 Passed	Ujfalussy et al. 2013
	传递性推理 Transitive inference	五项系列问题 Subjects were tested on the five-item series	Mikolasch et al. 2013
	镜面自我认知 Mirror self-recognition	未通过 Failed	Soler et al. 2014
	个体识别 Individual recognition	区分同种个体的叫声 Subjects were able to distinguish the conspecific calls	Woods et al. 2018 Zandberg et al. 2014
	身体语言理解 Body language understanding	可以利用实验人员的视线线索 The subjects were able to deduce where the food was based on visual cues from the experimenter	von Bayern et al. 2009b
	亲社会行为 Pro-social behaviour	可以帮同伴获得食物 Subjects can help their companions get food	Schwab et al. 2012
	人类识别 Human recognition	能够辨认有威胁的人 Subjects can identify threatening people	Davidson et al. 2015
短嘴鸦 <i>C. brachyrhynchos</i>	使用工具 Tool-using	人工饲养环境中选择更加有利的工具 Subjects can choose more advantageous tools	Balda 2007
	人类识别 Human recognition	能够辨认有威胁的人 Subjects can identify threatening people	Marzluff et al. 2010 Swift et al. 2015
羽冠乌鸦 <i>C. corone cornix</i>	类比推理 Analogical reasoning	通过, 但受到质疑 Passed, but questioned	Smirnova et al. 2015 Vonk 2015
	传递性推理 Transitive inference	五项系列问题 Subjects were tested on the five-item series	Lazareva et al. 2004
	陷阱管测试 The trap-tube task	部分个体通过初级测试 Some individuals pass the primary test	Tebbich et al. 2007
夏威夷乌鸦 <i>C. hawaiiensis</i>	使用工具 Tool-using	在野外熟练使用工具 Skilled use of tools in the field	Rutz et al. 2016b
家鸦 <i>C. splendens</i>	镜面自我认知 Mirror self-recognition	通过 Passed	Buniyaadi et al. 2019
丛鸦属 <i>Aphelocoma</i>			
丛鸦 <i>A. coerulescens</i>	反转学习 Reversal learning	对每一个反转任务的学习较慢 The subjects learn more slowly for each reversal task	Bebus et al. 2016
	镜面自我认知 Mirror self-recognition	未通过 Failed	Clary et al. 2019
西丛鸦 <i>A. californica</i>	迂回范式 Detour paradigm	表现不佳 Poor performance	Maclean et al. 2014 Stow et al. 2018
	A 非 B 任务 The A-not-B task	表现不佳 Poor performance	Maclean et al. 2014
	反转学习 Reversal learning	在连续反转学习中表现良好 The subjects performed well in continuous reversal learning	Bond et al. 2007
	空间记忆与储食能力 Spatial memory and food-caching capacity	记忆能力与储食食物能力呈正相关 Memory ability is positively related to the ability of food-caching	Lambert et al. 2018 Balda et al. 1989 Correia et al. 2007
	元认知 Metacognition	通过, 对自身认知活动具有调节能力 Passed with the ability to regulate their own cognitive activities	Watanabe et al. 2016

续附录 1

物种 Species	参与的研究范式 Research paradigm	表现 Performance	参考文献 References
西丛鸦 <i>A. californica</i>	传递性推理 Transitive inference	七项系列问题 Subjects were tested on the seven-item series	Bond et al. 2010
	换位思考 Perspective taking	将食物藏在不易被发现的位置 The subjects hid the food in a place where it could not be seen	Dally et al. 2005 Emery et al. 2001
墨西哥丛鸦 <i>A. wollweberi</i>	空间记忆与储食能力 Spatial memory and food-caching capacity	记忆能力与储存食物能力呈正相关 Memory ability is positively related to the ability of food-caching	Lambert et al. 2018
	个体识别 Individual recognition	区分同种个体的叫声 Subjects were able to distinguish the conspecific calls	Hopp et al. 2001
鹊属 <i>Pica</i>			
喜鹊 <i>P. pica</i>	客体永久性 Object permanence	通过 Passed	Pollok et al. 2000
	人类识别 Human recognition	可以辨别有危险的人 Subjects can identify threatening people	Lee et al. 2011
黑嘴喜鹊 <i>P. hudsonia</i>	迂回范式 Detour paradigm	表现不佳 Poor performance	Stow et al. 2018
灰喜鹊属 <i>Cyanopica</i>			
灰喜鹊 <i>C. cyanus</i>	客体永久性 Object permanence	通过 Passed	王琳 2019
	拉绳取物 The string-pulling task	可解决断绳问题, 不能解决交叉绳问题 Subjects can solve the broken-string task, but not the cross-string task	Wang et al. 2019
	镜面自我认知 Mirror self-recognition	未通过 Failed	Wang et al. 2020
	亲社会行为 Pro-social behaviour	会帮同伴获得食物 Subjects can help their companions get food	Horn et al. 2016
伊利比亚喜鹊 <i>C. cooki</i>	传递性推理 Transitive inference	七项系列问题 Subjects were tested on the seven-item series	Bond et al. 2010
星鸦属 <i>Nucifraga</i>			
北美星鸦 <i>N. columbiana</i>	迂回范式 Detour paradigm	表现不佳 Poor performance	Vernouillet et al. 2016
	反转学习 Reversal learning	在连续反转学习中表现良好 The subjects performed well in continuous reversal learning	Bond et al. 2007
	空间记忆与储食能力 Spatial memory and food-caching capacity	记忆能力与储存食物能力呈正相关 Memory ability is positively related to the ability of food-caching	Templeton et al. 1999 Balda et al. 1989
	排除推理 Inference by exclusion	失败 Failed	Tornick et al. 2013
	传递性推理 Transitive inference	七项系列问题 Subjects were tested on the seven-item series	Bond et al. 2010
	镜面自我认知 Mirror self-recognition	未通过 Failed	Clary et al. 2016
	换位思考 Perspective taking	将食物藏在不易被发现的位置 The subjects hid the food in a place where it could not be seen	Tornick et al. 2015
	身体语言理解 Body language understanding	经过训练后, 可以通过测试 Passed, after the subjects are trained	Tornick et al. 2011
蓝头鸦属 <i>Gymnorhinus</i>			
蓝头鸦 <i>G. cyanocephalus</i>	反转学习 Reversal learning	在连续反转学习中表现良好 The subjects performed well in continuous reversal learning	Bond et al. 2007
	空间记忆与储食能力 Spatial memory and food-caching capacity	记忆能力与储存食物能力呈正相关 Memory ability is positively related to the ability of food-caching	Templeton et al. 1999 Lambert et al. 2018 Balda et al. 1989
	传递性推理 Transitive inference	五项系列问题、七项系列问题 Subjects were tested on the five-item and seven-item series	Wei et al. 2014 Bond et al. 2010 Paz-y-Mino et al. 2004
	个体识别 Individual recognition	区分同种个体的叫声 Subjects were able to distinguish the conspecific calls	Marzluff 1988
	亲社会行为 Pro-social behaviour	地位更高的个体更乐于分享食物 Individuals with higher status are more willing to share food	Duque et al. 2016

续附录 1

物种 Species	参与的研究范式 Research paradigm	表现 Performance	参考文献 References
松鸦属 <i>Garrulus</i>			
松鸦 <i>G. glandarius</i>	迂回范式 Detour paradigm	表现不佳 Poor performance	Macleane et al. 2014
	A 非 B 任务 The A-not-B task	表现不佳 Poor performance	Macleane et al. 2014
	使用工具 Tool-using	学会使用工具获取食物 Learned to use tools to get food	Cheke et al. 2011
	客体永久性 Object permanence	通过 Passed	Zucca et al. 2007
	排除推理 Inference by exclusion	失败 Failed	Shaw et al. 2013
	支撑关系测试 Support task	可以理解物体的接触关系 Subjects can understand the contact relationship of objects	Davidson et al. 2017
	换位思考 Perspective taking	将食物藏在不易被发现的位置 The subjects hid the food in a place where it could not be seen	Legg et al. 2014 Legg et al. 2016
冠蓝鸦属 <i>Cyanocitta</i>			
暗冠蓝鸦 <i>C. stelleri</i>	使用工具 Tool-using	人工饲养环境中选择更加有利的工具 Subjects can choose more advantageous tools	Balda 2007
蓝鹊属 <i>Urocissa</i>			
红嘴蓝鹊 <i>U. erythrorhyncha</i>	反转学习 Reversal learning	在四种不同科属的鸟中表现最佳 Best performer among the four different families of birds	Gossette et al. 1966